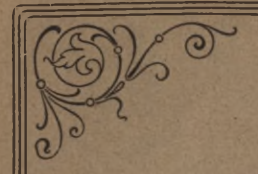
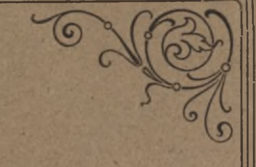



Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt
in Wort und Bild.

Dritter Band.

Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von
Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

116., 117. u. 118. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1911.

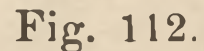


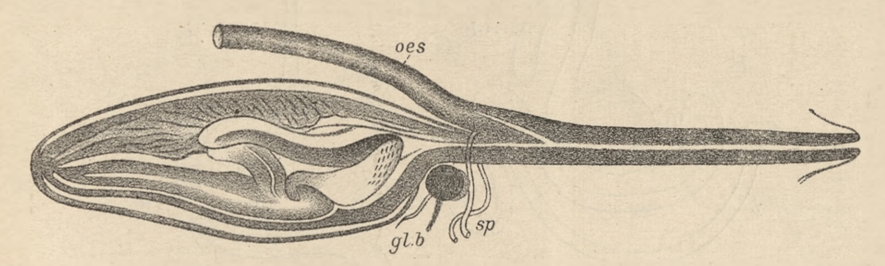

P.A.N. Inst. Biol. Dośw. im. M. Nenckiego
Biblioteka

Harnleiter verbindet, der doch ebenfalls sonst im Pneumostom mündet, und damit ohne weiteres als Kloake gilt.

Histologisches.

Zum Verständnis des inneren Reliefs bei den nachfolgenden Beschreibungen mag noch die allgemeine Regel von dem Verlauf der Muskulatur in der Darmwand vorausgeschickt werden. Klarer noch, als beim Pharynx, tritt die Verteilung hervor, die Längsmuskelfasern liegen innen, dem Darmepithel zu, die Ringmuskelfasern bilden die äußere Schicht nach der Leibeshöhle zu. Daraus scheint ohne weiteres das Vorwiegen innerer Längsfalten sich zu ergeben, denn sie entstehen wohl rein mechanisch durch den Zug mehr in einzelne Bündel gesonderter Längsfasern. Verstärkung der Ringmuskelschicht bedingt umgekehrt Einschnürungen des Darms, wobei zumeist die inneren Längsleisten verstreichen und an ihrer Stelle häufig eine Querfalte ventilartig vorspringt. Es versteht sich beinahe von selbst, daß diese Regel nur für das allgemeine Schema gilt, und daß das


Fig. 112.



Pharynx und Mundrohr von *Atopos*. *gl.b* Buccalganglien. *oes* Oesophagus. *r* Radula. *sp* Ausführgänge der Speicheldrüsen. (Nach Simroth.)

Bedürfnis im einzelnen Verstärkungen und Ausnahmen schafft, namentlich bei der Zuleitung der Nahrung in die Leber. Ebenso kann auch die Grundanordnung der Muskulatur Abänderungen erleiden insofern, als die Wand eines sogen. Kaumagens aus abwechselnden Schichten der beiden Muskellagen sich aufbaut.

Weitere Bemerkungen zur Histologie folgen bei den verschiedenen Gruppen.

2. Darm der einzelnen Gruppen.

Behalten wir die gleiche Reihenfolge!

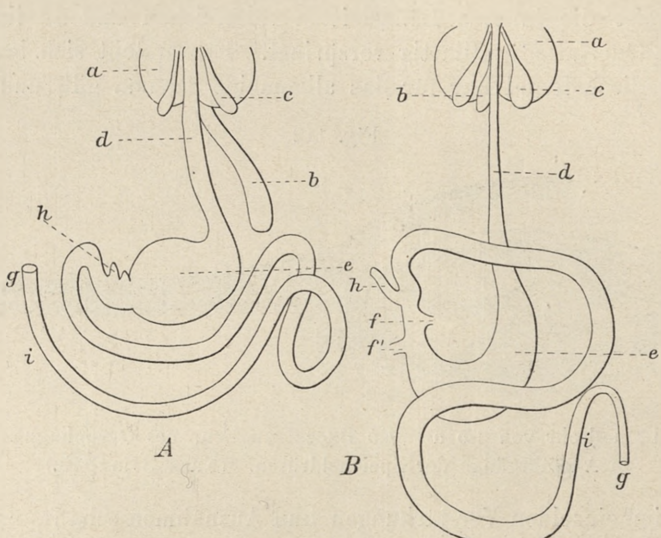
α) Darm der Basommatophoren (XVII, 14—16, XVIII, 1).

Die beiden Ancyliden *Ancylus fluviatilis* und *Acroloxus* s. *Velletia lacustris* mögen voranstehen, denn sie unterscheiten sich dadurch, daß jener Sand mit verschluckt, dieser aber nicht. Dementprechend erweitert sich bei *Velletia* der Ösophagus allmählich, ohne Absatz, zu einem Kropf oder Magen, dessen Struktur nicht weiter abweicht von der des Schlundes. *Ancylus fluviatilis* dagegen hat einen wohl abgerundeten, ellipsoiden, dick

wandigen Magen mit abwechselnden Längs- und Ringmuskellagen. Moquin-Tandon glaubte drei Abschnitte unterscheiden zu können, die durch leichte Einschnürungen getrennt sind, „jabot“, „gesier“, d. h. Kropf oder Kaumagen, und die Erweiterung des Dünndarmanfangs. André erklärt die Trennung für allzu geringfügig und keiner Beachtung wert. Hinter dem Magen beginnt der Dünndarm, der in verschiedenen Windungen zum After zieht (s. Textfig. 113). An der Grenze zwischen Magen und Darm hat *Ancylus* zwei kleine Blindsäckchen, *Velletia* nur einen. Neben ihnen öffnet sich die Leber mit einer einzigen Mündung.

An *Ancylus fluviatilis* kann man die Limnäiden anschließen. *Limnaea* läßt die drei Magenabschnitte, die Taylor als Kropf, Kaumagen oder

Fig. 113.

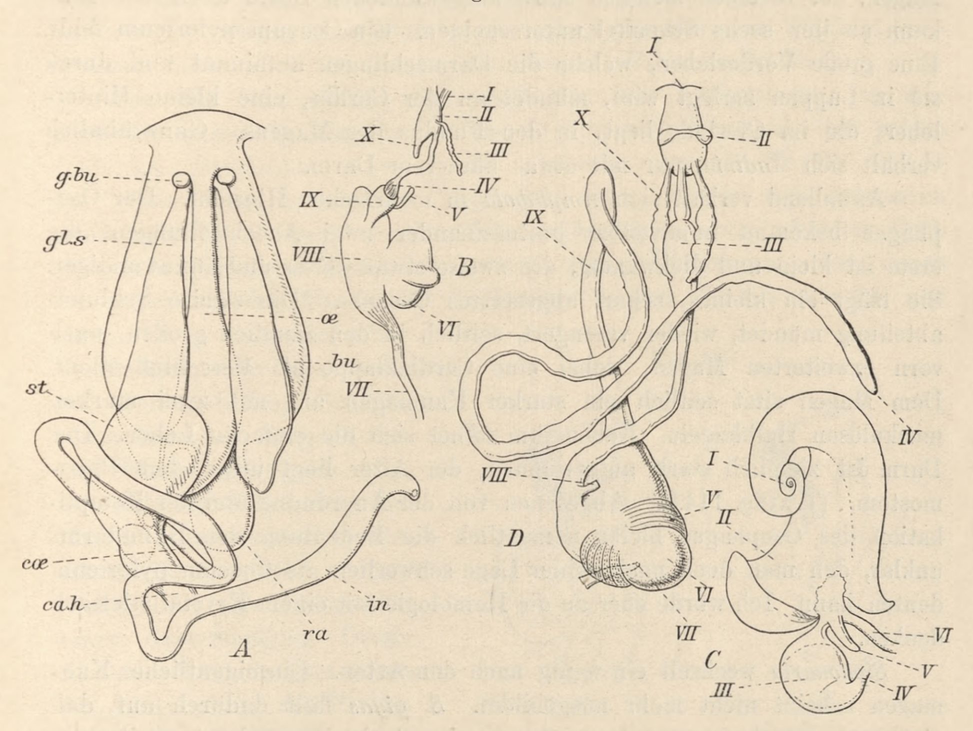


Darmkanal von Ancyliden. *A Ancylus fluviatitis. B Acroloxus lacustris.* *a* Pharynx. *b* Radulascheide. *c* Speicheldrüsen. *d* Ösophagus. *e* Magen. *f* und *f'* Lebergänge. *g* After. *i* Enddarm. (Nach André.)

gizzard und Magen, Gartenauer mit Stiebel als Vormagen, Kaumagen und Apogaster unterscheidet, deutlich hervortreten. Der Kaumagen zeichnet sich durch den außerordentlich dicken Muskelbelag aus, den zuerst Gartenauer histologisch zergliederte, und der innen von einer kräftigen Cuticula ausgekleidet ist. Der Ösophagus läßt Längsfalten erkennen. Hinter dem Magen mündet die Leber ebenfalls mit einer Öffnung. Im Magen treten die Längsfalten, die durch Pigmenteinlagerung besonders deutlich werden, zurück und gehen in feinere Runzeln über. Nach der Leber findet sich indes eine Längsfalte, die den ganzen Darm durchzieht, und von der sekundäre Falten divergieren. Die Blindsäckchen fehlen bei unseren Limnäiden. Bei *Pulmobranchia* s. *Isidora* dagegen gibt Pelseneer einen

etwas größeren solchen Blinddarm, Coecum pyloricum, an (Textfig. 114 C). Während die Muskelwülste des Kaumagens sich bei *Limnaea*, wie bei den Vögeln, zu zwei Polstern ordnen, greifen sie bei dem tonnenförmigen

Fig. 114.



Darmkanal von Basommatophoren. *A Latia*. *bu* Pharynx. *cæ* Darmdivertikel. *ca.h* Lebergang. *cæ* Blinddarm. *g.bu* Buccalganglien. *gl.s* Speicheldrüsen. *in* Enddarm. *œ* Ösophagus. *st* Magen. *B Amphibola*. *I* Protractor pharyngis. *II* Pharynx. *III* Speicheldrüse. *IV* Erste Schlunderweiterung. *V* Divertikel. *VI* Kaumagen. *VII* Mitteldarm. *VIII* Chylusmagen. *IX* Zweite Schlunderweiterung. *X* Radulascheide. *C Pulmobranchia (Isidora) lamelluta*. *I* Gewinde. *II* Leber. *III* Magen. *IV* Ösophagus. *V* Divertikel. *VI* Mitteldarm. *D Auricula myosotis*. *I* Mund. *II* Cerebralganglien. *III* Schlunderweiterung. *IV* After. *V* Kaumagen. *VI* Dessen Blindsack. *VII* Gang der Hinterleber. *VIII*. Gang der Vorderleber. *IX*. Darm. *X* Speicheldrüse. (Nach Pelseneer.)

Organ von *Planorbis* ringsherum. Für *Isidora* (*Pulmobranchia*), *Protancylus* und *Miratesta* betonen Sarasins die Stärke des Kaumagens.

Latia läßt nach Pelseneer den erweiterten Ösophagus oder Kropf an der Ventralseite in den eigentlichen Magen (Kaumagen), von dem er durch einen Muskelring getrennt ist, übergehen. Dieser nimmt hinten neben einem Coecum pyloricum die einfache Leber auf, in ähnlicher Weise wie bei *Ancylus fluviatilis*. *Gundlachia* dagegen hat zwei Lebern, von denen die kleinere, die man wohl als Hinterleber betrachten kann,

in das Coecum pyloricum sich öffnet. Der Darm von *Latia* bleibt ziemlich kurz.

Bei *Otina* bleibt der Ösophagus gleichmäßig eng und erweitert sich erst hinten ohne schärferen Absatz zu einem muskulösen blindsackartigen Magen, der in einen ziemlich stark aufgewundenen Darm übergeht. Man kann an ihm sechs Schenkel unterscheiden. Ein Coecum pyloricum fehlt. Eine große Vorderleber, welche die Darmschlingen aufnimmt und durch sie in Lappen zerlegt wird, mündet an der Cardia, eine kleine Hinterleber, die im Gewinde liegt, in den Fundus des Magens. Ganz ähnlich verhält sich *Gadinia,* nur mit etwas kürzerem Darm.

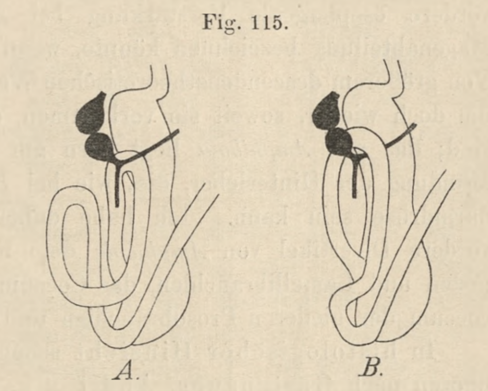
Auffallend verhält sich *Amphibola* in mehrfacher Hinsicht. Der Ösophagus bekommt unmittelbar hintereinander zwei Anschwellungen, die erste ist klein und dickwandig, die zweite etwas weiter und dünnwandiger. Sie trägt ein kleines, scharf abgesetztes Coecum. Die zweite Schlundabteilung mündet, wieder verengert, seitlich in den ziemlich großen, nach vorn erweiterten Magen, wobei eine Cardiaklappe als Verschluß dient. Dem Magen sitzt seitlich ein starker Kaumagen an, mit zwei starken muskulösen Halbkugeln. Neben ihm öffnet sich die einfache Leber. Der Darm ist ziemlich stark aufgewunden, der After liegt unter dem Pneumostom. (Textfig. 114B.) Abgesehen von der Anordnung und der Komplikation des Ösophagus bleibt namentlich die Bedeutung des Blinddarms unklar, den man doch nach seiner Lage schwerlich als Coecum pyloricum deuten kann. Ich würde eher an die Homologie mit einem Krystallstielsack denken.

Siphonaria wechselt ein wenig nach den Arten. Ein eigentlicher Kaumagen scheint nicht mehr ausgebildet. *S. gigas* fällt dadurch auf, daß ein kurzer Ösophagus von unten her in eine starke Vorderdarmerweiterung mündet, die sich nach vorn beträchtlich ausdehnt. Hinten geht sie, etwas verengert, an der Umbiegungsstelle in den Mitteldarm, in einen kleinen, dünnwandigen Magenstiefel über, der die beiden Leberöffnungen aufnimmt (Haller). Bei den kleineren Arten liegen die Verhältnisse nach Köhler noch einfacher, die Vorderdarmerweiterung greift vorn nicht über den Eintritt des Schlundes hinaus, und hinten ist sie nicht von einem Magen abgesetzt. Der Situs ist beinahe so einfach wie bei einem Stylommatophor, *Limax* z. B. Auch der Darm verhält sich nach seiner Aufwindung ebenso: ein Schenkel nach vorn, einer nach hinten und der letzte zum After. Bei mehreren Arten wird er länger, indem sich zwischen den vorletzten und letzten Schenkel eine neue Schlinge einschiebt. Ein wesentlicher Unterschied liegt indes in der Lagebeziehung zur vorderen Aorta. Während meist, wie bei den Stylommatophoren, die erste vordere Umbiegung zwischen dem ersten und zweiten Schenkel über dieses Gefäß hinwegzieht und anscheinend durch dasselbe bestimmt wird, bleibt bei *S. laeviuscula* die Kopfaorta außerhalb der Schlinge, so daß die Determination nicht Stich hält (Textfig. 115). Ein Coecum pyloricum fehlt. Eine Merkwürdigkeit zeigt noch

der Enddarm von *S. gigas* nach Haller in bezug auf Form und Struktur (XVIII, 1). Denn er ist außerordentlich weit und beginnt mit einem weiten Coecum, insofern als er über die Einmündung des Mitteldarms hinausragt. Erst zum Schluß verengert er sich wieder als Rectum aut das gewöhnliche Maß, womit er auch wieder die gewöhnliche Struktur annimmt. Der erweiterte Teil dagegen ist außen von einem tiefschwarzen Pigment umsponnen, innen aber von einem ziegelroten Epithel ausgekleidet.

Für die Auriculiden sind nicht nur die Auffassungen, sondern auch die positiven Angaben Pelseneers und Plates, der beiden modernen Bearbeiter, abweichend. *Auricula myosotis* (Textfig. 114 D) hat einen vorn erweiterten Ösophagus, einen Magen mit querherum greifendem Muskelring, ausgekleidet von kräftiger, aber zahnloser Cuticula, eine kleinere Vorder- und eine große Hinterleber, von denen die erstere in den Cardiateil, die letztere in den Fundus mündet, und einen Darm von mehreren Windungen, die sich wohl auf das einfachere Schema von *Siphonaria* beziehen lassen. Daß Plate bei *Pythia* noch eine stärkere Gliederung des Magens herausrechnet in drei Abschnitte, ist wohl weniger wichtig, als das Vorkommen eines dünnwandigen Divertikels am Muskelmagen neben der Einmündung der Hinterleber. Für den Vordermagen ist die Mündung der Vorderleber, für den Hintermagen eine hohe Längsfalte charakteristisch, während im Vordermagen die Längsfalten des Ösophagus zunächst aufhören. Der dünnwandige Pylorusteil, also der Hintermagen, beschreibt vier eng zusammenliegende Spiralwindungen. Er ist noch durch mehrere feine Längsfalten gekennzeichnet, die am Eingange in den Darm plötzlich aufhören. Allerdings greift die starke Längsfalte noch etwas auf ihn über, so gut wie vorn auf den Muskelmagen.

Fig. 115.



Darmkanal von *Siphonaria*. *A Siph. laeviuscula*. *B S. redimiculum*. (Nach Koehler.)

Daß die Mageneinteilung nicht immer scharf ausgeprägt ist, zeigt Plates Schilderung von *Chilina dombeyana*. Hier greift zwar der Vordermagen als glockenförmige Erweiterung um den Muskelmagen herum und ähnlich der Hintermagen. Aber in den Vormagen dringen die zarten Längsfalten des Ösophagus kontinuierlich ein. Den Hintermagen rechnet Plate bereits selbst zum Darm, wiewohl die hier einfache Leber in ihn sich ergießt.

Übersicht.

Die verschiedene Ausbildung und Einmündung der bald einfachen, bald doppelten Leber scheint zu zeigen, daß eine scharfe Homologie zwischen den einzelnen Abschnitten der verschiedenen Formen keineswegs besteht; denn die Hinterleber öffnet sich bald in den Muskel-, bald in den Hintermagen. Man hat daher die Muskelverstärkung keineswegs als ein bestimmtes, von früherer Stufe gleichmäßig ererbtes Organ aufzufassen, sondern als eine von den verschiedenen Formen selbständig erworbene Anpassung an mitaufgenommenen Sand. Innerhalb der engeren Gruppen mag hier und da größere Konstanz herrschen, wie bei den Limnäiden; doch zeigen hier die Verschiedenheiten von *Limnaea* und *Planorbis* mit doppeltem oder aber einfach herumgreifendem Muskelbelag bereits die Unbeständigkeit der Bildung, und die Ancyliden schwanken noch mehr. Wie leicht solche Muskelschwellungen erworben werden können, zeigt die vordere ösophageale Verstärkung bei *Amphibola*, die man bereits als Magenabteilung bezeichnen könnte, wenn sie etwas weiter rückwärts läge. Von größerem descendenztheoretischen Werte sind vermutlich die Divertikel, die doch wieder, soweit sie vorkommen, durch ihre Lage ganz verschieden sind; das von *Amphibola* liegt vorn am Schlund, die übrigen neben der Mündung der Hinterleber, die, wie bei *Pulmobranchia*, die einzige Mitteldarmdrüse sein kann. Ich habe daher kein Bedenken getragen, das vordere Divertikel von *Amphibola* dem Krystallstielsack niederer Gastropoden und Lamellibranchien, das Coecum pyloricum dagegen dem Spiralcoecum der niederen Prosobranchien und Cephalopoden zu homologisieren.

In histologischer Hinsicht scheint wichtig, daß die Basommatophoren nach Gartenauer, André u. a. im Darm nur ein gleichmäßiges, höchstens flimmerndes Epithel haben, ohne eingetreute Drüsenzellen. Während Boll u. a. dem ganzen Magen Wimperung zuschreiben, suchte z. B. André bei *Ancylus* vergebens danach. Dagegen fand er in der Leber dieselben drei Zellarten, wie Barfurth bei Stylommatophoren, die Kalk-, Ferment- und Leberzellen.

β) Darm der Soleoliferen (XVII, 11—13, XVIII, 2—3).

Atopos hat den kürzesten Darm, der bei gleicher Weite eine einfache, U-förmige Schleife bildet (XVIII, 2). Daran sitzt in der Mitte, nach hinten die Leibeshöhle bis zum Hinterende erfüllend, die Leber, die hier den Namen eines Mitteldarmsacks in vollstem Maße verdient. Denn wenn sie auch bei einzelnen Arten schon kompakter und in einzelne Lappen geteilt ist, so bildet sie bei anderen einen weiten Sack, dem rings rundliche Drüsenfollikel ansitzen. Die gesamte Nahrung wandert in den Sack, zweifellos die primitivste Stufe der Ernährung. Daß der After oder die Kloakenöffnung rechts vorn, bei den anderen Gruppen hinten liegt, ist früher erwähnt, ebenso, daß die merkwürdigen Simrothschen Drüsen von *Atopos*, wiewohl sie zu den Seiten des Mundes sich öffnen, vermutlich bei der

Bewältigung der Beute gebraucht werden. Allerdings fand sich bei einer Art in der Leber Pflanzenmoder mit Pilzhyphen, so daß neben der durch die Radula bezeugten Carnivorie auch wohl noch vegetabilische, zum mindesten Pilznahrung vorkommt.

Bei *Vaginula Gayi* will Plate wieder die 3 Magenabschnitte unterscheiden. Die kleine Hinterleber mündet nach ihm in den Fundus des Muskelmagens, die größere Vorderleber gegenüber in denselben Abschnitt, zwischen Vorder- und Hintermagen. Ich fand die Verhältnisse bei drei genauer untersuchten Arten wechselnd und mit manchen Besonderheiten. Die Gliederung des Magens würde ich für gesucht, wo nicht unmöglich halten. Der Ösophagus erweitert sich bald zu einem langgestreckten, spindelförmigen Kropf, mit den üblichen Längsfalten. Er kann nochmals eingeschnürt sein. Bei *V. Hedleyi* (XVII, 12) beginnt der Kropf mit einer kranzförmigen Anschwellung, die durch strahlige Mesenterialbänder rings an der Körperwand befestigt ist. Sie bilden ein durchbrochenes Septum, das die Leibeshöhle in eine kleine vordere und größere hintere Kammer gliedert. Als Magen fasse ich nur den Stiefel auf, der den Ösophagus in den Mitteldarm überführt (wobei man an einen Pfeifenstiefel zu denken hat). Er ist stark muskulös, vorwiegend aus Längsmuskeln, bei *V. Leydigi* (XVII, 11) förmlich trabekulär und namentlich im mittleren Umfang, bei den anderen Arten mit starken Wülsten, bei *V. Hennigi* (XVII, 13) mit kräftigen Ringwülsten. Nur dieser letztere erinnert an den Muskelmagen der Basommatophoren. Die Einmündung der Vorderleber liegt unter einer halbmondförmigen, stark muskulösen Längsfalte, die sich einerseits in den Kropf, andererseits eine Strecke weit in den Mitteldarm erstreckt. Hier flacht sie sich ab und endet in einer ringförmigen Klappe, die als Trichter in den Mitteldarm vorspringt. Da sie sich vermutlich als Sphincter schließen kann, so mag man sie als Pylorusklappe auffassen und die Grenze des Magens hier setzen. Keller fand bei *V. Gayi* die Verhältnisse noch etwas schärfer ausgeprägt. Der Ösophagus hat kräftige Längsfalten, die plötzlich aufhören. Sein letzter, fast glatter Abschnitt kann als Cardiateil des Magens gelten, der an Länge etwa dem Pylorusteil entspricht. Dieser hat außer der Hauptfalte noch feine Längsfalten. Zwischen beiden liegt der dickwandige eigentliche oder Kaumagen, der vorn und hinten die Lebergänge aufnimmt und wieder von kräftigen Längsfalten ausgekleidet ist. Die Vorderleber, welche die Darmschlingen aufnimmt, hat je nach den Arten eine verschiedene Ausdehnung nach vorn, so daß bald der Darm, bald die Leber das Vorderende des Intestinalsacks bildet, ein Merkmal von untergeordneter taxonomischer Bedeutung. Wichtiger ist, daß der Hauptgang sowohl der Vorder- wie der Hinterleber sich bei *V. Hennigi* zu einem Sack erweitert, der mit Speisebrei gefüllt ist, ähnlich wie bei *Atopos*. Der Mitteldarm, der etwas verschieden verläuft, aber doch immer mit derselben Schenkelzahl, zeigt innen Längsfalten, die bei *V. Leydigi* und *V. Gayi* sich fiederig ordnen. Bei *V. Leydigi* ist der ganze Mitteldarm außerhalb der

üblichen Längs- und Ringmuskulatur mit feinen Knötchen besetzt. Sie bilden die Knoten einer gefensterten mesenterialen Hülle aus schraubigen Muskelzügen, die durch bindegewebige Brücken verbunden sind. Möglich, daß hierher ein kleiner, bohnenförmiger Körper gehört, den Collinge von der Seite des Magens von *V. brunnea* als Drüse beschreibt. Er scheint durch verschiedene Gefäße oder Mesenterialzüge am Magen befestigt, aber des Ausführungsganges zu entbehren. Der Enddarm im Perinotum hat hohe Längsfalten, die sein Lumen, das sich halbmondförmig dem Ureter anschmiegt, allmählich zu einer schmalen Spalte verengern. Seine Eigenmuskulatur verschmilzt allmählich mit der des Integuments. Bemerkenswert ist noch, daß die Vaginuliden keinen Sand mit aufnehmen.

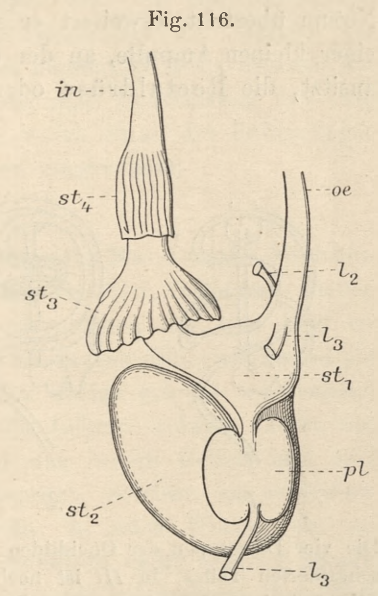
Die Oncidiiden haben als die typischen Sandfresser den differenziertesten Darm. Der Ösophagus, der bei manchen Formen bald zu einer Ampulle anschwillt (XVII 1), ist leer zylindrisch, meist aber in seinem ersten oder zweiten Abschnitt durch Sandmassen sackartig erweitert. Diese Form ist bei *Oncidiella* konstant (Joyeux-Laffuie, Plate). Seine Grenze gegen den Magen wird dadurch gegeben, daß seine Längsleisten an einer Querfalte Halt machen; denn äußerlich hat das Schlundende bereits erweiterte Umrisse. Mit Cuvier und Bergh will nun Plate drei oder selbst vier Magen unterscheiden,

den Magenschlauch,
den Muskel- oder Kaumagen,
den Chylusmagen
und den bereits wieder darmartigen Endabschnitt,

den v. Wissel lieber dem Mitteldarm zurechnet, und der selbst wieder durch eine ringförmige Einschnürung geteilt sein kann, ähnlich dem Ösophagus. Der Magenschlauch ist einfach die Umbiegungsstelle des Schlundes an der konkaven Seite, die an der konvexen zum Muskelmagen wird. Der Magenschlauch st_1 hat, wie der Endabschnitt, Längsleisten, an deren Stelle im Chylusmagen st_3 hohe Blätter treten, daher er Blättermagen heißen sollte. Von den abwechselnden Muskelschichten des Kaumagens st_2 fällt ihre scheinbare Gruppierung an zwei Sehnenscheiben auf, ähnlich wie beim Kaumagen der Vögel. Doch bestehen die Scheiben nur aus verdichteter Muskulatur ohne Bindegewebe dazwischen. Sie sind weit dünner als die lockeren Muskelpolster, und von diesen ist wieder zu erwähnen, daß sie im Fundus nur aus Ringfasern sich aufbauen, mit Blutlacunen dazwischen, wo im Gewebe einzelne vielkernige Zellen auftauchen, die Plate als Wanderzellen deuten möchte. Bei *Oncidiella* beginnt der dritte Magen mit einem kleinen Divertikel, das indes kaum Beachtung zu verdienen scheint. Die Leber sondert sich nicht nur in eine Vorder- und Hinterleber, letztere am Muskelmagen, erstere an der Cardia, sondern die Vorderleber zerfällt abermals in zwei gesonderte Säcke mit eigenen, nicht weit voneinander getrennten weiten Mündungen. Diese Mündungen werden von zwei hohen Falten eingefaßt, die sich vom Magenschlauch

oder Vordermagen bis in den Endabschnitt hinziehen und eine Rinne einschließen, für welche der übliche Name „Gallenrinne“ indes deplaciert sein dürfte. Die beiden Vorderlebern nennt Plate nach ihrer Lage Ober- und Unterleber; bei *Oncidiella* liegen sie so, daß sie als rechte und linke erscheinen. Bei *Oncidiella celtica* sind die Ausführgänge der beiden Lebern auf eine ganz kurze Strecke vereinigt, was wohl in dem Sinne zu deuten ist, daß die beiden Vorderlebern aus einer durch Teilung hervorgegangen sind. Das gegenteilige Größenverhältnis der Lebern wechselt und kann für die Systematik verwandt werden, worauf auch Stantschinsky eineingegangen ist. Bei *Oncidiella* wird die Hinterleber ziemlich rudimentär, wohl weil die beiden Vorderlebern bei ihrer Symmetriestellung der Verdauung die günstigsten Bedingungen bieten. Der Mitteldarm zeigt verschiedene Länge und Aufwindung. Plate unterscheidet vier Typen, von denen der eine, mit kürzestem Verlauf, auf *Oncidiella* fällt und nach seiner Meinung von den drei anderen, die sich auseinander durch Verlängerung ableiten lassen, prinzipiell geschieden sein soll (Textfig. 117). Bei *Oncidiella* liegt der erste Dünndarmschenkel ganz und gar oben auf oder in dem Intestinalsack, vorn biegt er nach rechts um und bildet eine Schlinge nach rückwärts, die ebenfalls wieder bis in die Medianebene reichen kann. Dann zieht er nach hinten zum After frei durch die Leibeshöhle. Bei den anderen liegt der erste Dünndarmschenkel anfangs auf dem Boden der Leibeshöhle, wo er von links nach rechts zieht, um dann links aufzusteigen, sich über den Ösophagus zu schlagen und nun weiter in Windungen zu legen, bei denen sich fortlaufend neue Schlingen einschalten, wie es Textfig. 117 darstellt. Die einzelnen Typen fallen nicht mit den einzelnen Gattungen zusammen, sondern greifen meist aus einer in die andere über. Bloß *Oncidiella* steht für sich, doch nur unbedeutend. Mir scheint, daß man von ihr aus den zweiten Typ ableiten kann durch Drehung des Magens um 90° nach links, unter entsprechender Verlängerung des ersten Dünndarmschenkels. Dadurch wird die linke Leber zur Unter-, die rechte zur Oberleber, der Beginn des ersten Darmschenkels legt sich auf den Leibeshöhlenboden, und seine Vorderhälfte die sich nach rechts in eine Schlinge auszieht, rückt unter den nächsten rückläufigen Schenkel, mit dem sie sich bereits in der

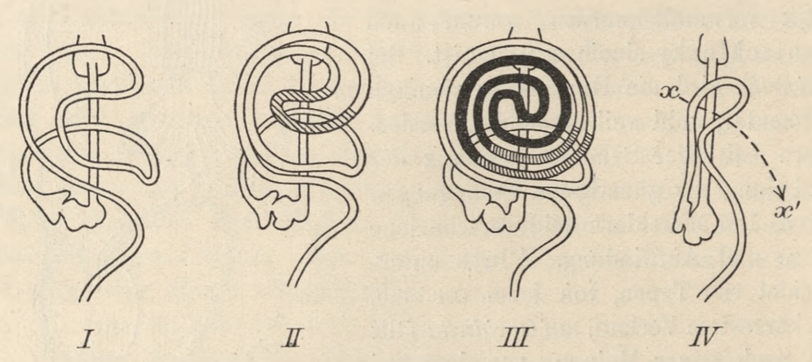
Fig. 116.



Magen von Oncidien. *in* Mitteldarm. l_1—l_3 Lebergänge. *oe* Ösophagus. *pl* Sehnenscheibe. st_1—st_3 Magenabteilungen. (Kombiniert nach Cuvier u. Plate.)

Medianlinie berührte (x rückt in Textfig. 117, IV nach x^1). Die Kürze des Darms im ersten Typ geht mit dem geringen Körperumfang der Oncidiellen parallel, wohl auch ursächlich. Die Länge des Darms schwankt zwischen dem Doppelten und Dreiundeinhalbfachen der Körperlänge. Der Darm sieht längsstreifig aus, er trägt niedrige Leisten, die in der Medianlinie unter spitzem Winkel zusammentreffen. Wo der Enddarm in das Notum übertritt, erweitert er sich bei *Oncis*, *Oncidium* und *Oncidina* zu einer kleinen Ampulle, an der ein Blindschlauch von verschiedener Länge ansitzt, die Rectaldrüse oder „Cloacaldrüse" nach Semper. Sie kann

Fig. 117.



Die vier Darmtypen der Oncidiiden. *II* ist aus *I* entstanden durch Hinzufügen des schraffierten Teiles, in *III* ist noch das schwarzgehaltene Stück dazu gekommen. *IV* würde in *I* übergehen, wenn sich der aus dem Magen nach vorn ziehende Schenkel etwa so verlängerte, daß der Punkt x in der Richtung des Pfeiles nach x' rückte. Der Darm ist durchweg von oben gesehen. Halb chematisch.
(Frei nach Plate und Stantschinsky.)

sich zusammenknäueln. Plate meint, daß sie zum Schlüpfrigmachen der Sandfäces dient.

Die Leber von *Oncidiella* enthält nach v. Wissel nur eine Art von Zellen, hoch zylindrisch, mit basalem Kern und zwei verschiedenen Secreten. Das eine besteht in gelblichen oder bräunlichen Kügelchen mit granuliertem Inhalte, das andere in wasserhellen Tröpfchen, die neben jenen das Protoplasma erfüllen.

Übersicht.

In der Rectaldrüse tritt das vermutlich neue Moment der Soleoliferen zutage. Sonst dürfte die Teilung der Vorderleber in zwei und die Ausstattung des Chylusmagens mit besonders hohen Blättern, seine Umbildung zum Blättermagen in erster Linie Beachtung verdienen. Charakteristisch ist ferner das Übertreten der Nahrung in die Lebern bei *Atopos* und *Vaginula*, der Wegfall der Vorderleber bei *Atopos*, die Reduktion der Hinterleber bei *Oncidiella*.

γ) Darm der Stylommatophoren.

Man kann nach dem Darm trotz größerer Übereinstimmung doch verschiedene Gruppen unterscheiden, ohne scharfe Grenzen. Die Janelliden mit ihren Verwandten zeigen wohl die meisten altertümlichen Züge; die Heliciden einschl. der Pupiden usw. bilden einen zusammenhängenden Stock; die Agnathen weisen Vereinfachungen auf, die Nacktschnecken, besonders die Limaciden, wieder mancherlei Besonderheiten. Manche Angaben bedürfen der Umdeutung. Unklar ist namentlich der Gebrauch der Bezeichnungen „Kropf“ und „Magen“. Denn eine Erweiterung des Ösophagus wird bald Kropf genannt, bald, wenn er sich bis zu den Lebergängen nicht wieder wesentlich verengt, dem Magen zugerechnet.

αα) Elasmognathen (XVIII, 4—6).

Typisch ist nach den verschiedenen Arbeiten von Macdonald, Fischer, Hutton, Knight, Keferstein, Bergh, mir, Hedley, Collinge, Suter, Plate, Glamann, Pfeiffer ein kurzer Ösophagus, der sich bald erweitert, und die Zerlegung des ganzen Darms in vier Schenkel, wobei der Ösophagus als erster gerechnet wird. Alles übrige scheint schwankend, die Abgrenzung des Magens, die Anzahl der Lebern, relative Größe und Mündung, das Divertikel am Magen und das innere Relief; und doch sind die Unterschiede nicht scharf ausgeprägt, sondern sie verfließen; und das kann man als Tatsache nehmen, da auch Plate, der am schärfsten zu scheiden pflegt, mit seinen Schülern nicht darüber hinauskam. Das, was als Magen bezeichnet wird, gilt bei anderen Schnecken als Schlunderweiterung oder Kropf. Er verengert sich bei verschiedenen Formen bereits vor der Lebereinmündung wieder zum gewöhnlichen Darm, so daß die Lebern sich einfach in diesen öffnen. Es ist eine völlig willkürliche Bestimmung, den Magen bis hierher zu rechnen, um so verwunderlicher, als ja bei uns die Leber gar nichts mit dem Magen zu tun hat. Das wird nur in einem Falle etwas anders, nämlich da, wo die Umbiegungsstelle des ersten Darmschenkels in den zweiten sich zum Blindsack erweitert, der die Lebergänge aufnimmt. Hier kann man etwa eine dem Kaumagen der Basommatophoren homologe Bildung herausfinden. Anders, wenn an dieser Stelle ein Blindsack mit den Lebergängen sich, bei gewöhnlicher Darmweite, nach vorn richtet und zu den Lebergängen in Beziehung tritt. Hier liegt offenbar ein Divertikel vor, das dem Spiralcoecum der Cephalopoden und Basommatophoren entspricht. Die Literatur hat hier nicht genügend geschieden. Es gilt, die Unklarheiten aufzudecken durch die Betrachtung der Einzelheiten.

Aneitea zeigt die ursprünglichsten Verhältnisse in mehr als einer Hinsicht. Der kurze Ösophagus trägt nach Glamann allein hier noch Längsfalten. Sie strahlen aus und verstreichen bei dem Übergange in den langen Magen. Der endet mit einem Blindsacke bei der ersten Umbiegung, welcher dem Magenstiefel etwa bei *Vaginula* entspricht. In ihn münden

die Gänge dreier Lebern, einer ventralen, einer dorsalen linken und einer dorsalen rechten. Wenn dem letzteren ein kleines, schmales Divertikel ansitzen soll, so ist offenbar umgekehrt zu deuten: der Lebergang mündet in die Basis des Divertikels. Der lange Mittel- oder Dünndarm bekommt zum Schluß feine Längsfalten, welche hoch werden und das Lumen zur Sternform verengern, sobald der Mitteldarm in plötzlicher Verjüngung zum kurzen Rectum geworden ist. Das Zylinderepithel ist überall das gleiche, nur im Rectum indes wimpert es bis zum After, der von einem Sphincter umgeben ist. Dazu kommt eine Rectaldrüse, die jedoch nur aus einzelligen Drüsen besteht. Sie liegen subepithelial nach dem Integument zu und schicken ihre Hälse zwischen die Epithelzellen des Enddarms. — Bei *Triboniophorus* wollten Keferstein und Bergh Ösophagus, Vormagen und Magen unterscheiden, Pfeiffer erkennt bloß den langen Magen an, der bis zur ersten Umbiegungsstelle reicht. Hier liegt auf der konkaven Seite, also im Winkel zwischen Magen und Mitteldarm, ein plumpes Divertikel, welches an seiner Basis zwei von den drei Lebergängen aufnimmt, die aber so nahe benachbart sind, daß Bergh überhaupt nur zwei Lebern anerkennen wollte. Die Hinterleber mündet dicht neben dem Divertikel. Das Rectum ist kaum durch Verengerung abgegrenzt. Die einzelligen Drüsen setzen schon ein, bevor es durch das Diaphragma tritt. Sonst herrscht auch hier dasselbe Epithel durch den ganzen Darm bis in die Lebergänge. Bei *Janella* und *Aneitella* fehlen nach Plate und Glamann die Längsfalten im Schlund, wie bei *Triboniophorus*; und auch Plate weiß keinen anderen Unterschied zwischen Ösophagus und Magen anzugeben, als das derbere Aussehen des Epithels in letzterem. Der Magen verjüngt sich gegen das Hinterende allmählich, so daß die Lebern einfach in den Darm sich öffnen an seiner Umbiegungsstelle, und zwar bei *Janella* nur eine Leber, bei *Aneitella* zwei, deren Mündungen dicht beisammen liegen. Hier lassen sich noch Spuren jener Längsfalten erkennen, wie sie etwa bei Oncidien die „Gallenrinne“ begrenzen. Der Enddarm hat keine scharfe Grenze gegen den Mitteldarm. Dieselbe Rectaldrüse. Plate setzt bei *Janella* das Rectum gleich lang, wie den Ösophagus, den Magen zweiundhalb, den Dünndarm fünfundeinhalb mal so lang. Zu bemerken ist, daß die vier Darmschenkel, also der gesamte Eingeweidesack, bei allen Formen kräftig aufgewunden und zusammengeknebelt sind.

In der Leber von *Triboniophorus* fand Pfeiffer nur zwei Zellarten, es fehlen wohl die Kalkzellen.

Für *Succinea* gilt ein kürzerer Darm von gleichem Grundbau, vier Schenkel im ganzen, der erste besteht aus dem Ösophagus und dem weiten Magen, wobei der Ösophagus etwas aufwärts ansitzt. Hinten münden die Lebern in die konkave Seite der Umbiegungsstelle (Taylor). *Neohyalimax* schließt sich ohne weiteres an. Bei *Hyalimax* aber fand ich hinten am Magen ein Divertikel, in dessen Basis die ungeteilte Hinterleber ihren Ausführgang schickt, die größere, durch den Darm in Lappen zerteilte

Vorderleber mündet unmittelbar in den Darm im Winkel zwischen den beiden ersten Schenkeln. Am Magen deutet eine Einschnürung auf der konvexen Seite die Abgliederung des langen Vormagens vom Magenstiefel oder Muskelmagen an. Das Divertikel fällt dem letzteren zu. Der Darm von *Hyalimax* ist dadurch verlängert, daß sich zwischen den dritten und vierten Schenkel eine neue Schlinge einschiebt, die sich zwischen die zweite und dritte legt, ähnlich wie beim zweiten Typ von Oncidien (s. o.).

Übersicht.

Wir finden bei der ganzen Gruppe allerlei Übergänge vom einfachen Darm, der bloß hinter dem Schlund erweitert ist und unmittelbar die Lebergänge aufnimmt, bis zur Ausbildung eines deutlichen Magenstiefels, dazu die Gliederung der Leber bald mit einem, bald mit zwei, bald mit drei Gängen, nach denen sich die Drüsen sondern; bei *Hyalimax*, *Triboniophorus* und *Aneitea* ist noch ein Divertikel vorhanden, das wenigstens den einen Lebergang aufnimmt. Überall vier Darmschenkel, nur bei *Hyalimax* eine eingeschaltete Schlinge. Bei den Janelliden einzellige Drüsen am Rectum. Endlich viel stärkere Aufwindung des Intestinalsacks bei den nackten Formen als bei den beschalten.

ββ) Darm der herbivoren (omnivoren) Gehäuseschnecken.
(XVIII, 8, 9, 11).

Wenn auch längst nicht alle Gruppen genügend durchgearbeitet sind, so scheint es doch, daß sich bei allen den Stylommatophoren, die nach der Radula schon zusammengehörten (s. o.), der Tractus intestinalis auf dasselbe Schema zurückführen läßt: Vier Darmschenkel im ganzen, ohne weitere Zusammenknebelung. Erweiterung des ersten Schenkels zum Kropf oder Vormagen, Erweiterung der ersten Umbiegung zum Blindsack oder Magenstiefel. Zwei Lebern, von denen die größere durch die Darmschlingen weiter gelappt ist, münden in den Winkel zwischen den beiden ersten Schenkeln, also in die kleine Curvatur des Magenstiefels oder Pylorusblindsacks. Weitere Anhänge fehlen. — Namentlich bei weiteren Schalen, wie denen der *Helices*, ist der Verlauf des Mitteldarms mehr **S**-förmig gebogen, so daß die vier Schenkel weniger deutlich hervortreten. Eine andere Differenz liegt in der Abgliederung des Vormagens vom Magen. Bei den kleinen Pupen, Clausilien usw. bilden beide Abteilungen, soweit Untersuchungen vorliegen (Lehmann), einen einzigen Schlauch von durchweg gleichem Lumen, vorn und hinten scharf abgeschlossen, meistens mit relativ langem Ösophagus. Umgekehrt scheinen die größeren Formen die Erweiterung weiter vorn beginnen zu lassen, dann pflegt wieder eine Verjüngung einzutreten, so daß der Magenstiefel für sich bleibt und die erste Erweiterung als Kropf erscheint. Bei den kleinen Endodontiden schon kann scharfe Gliederung eintreten; so beschreibt Suter von *Flammulina* einen langen Vormagen, in den der Ösophagus etwas seitlich eintritt; er

ist durch eine Einschnürung von dem kugeligen Pylorusblindsack abgesetzt. Wie gleichgültig diese Dinge für die Morphologie sind, geht aus der Struktur hervor. So beschreiben Strebel und Pfeffer im Ösophagus von *Orthalicus* ca. 10 Längsfalten, die beim Übertritt in den Vorderdarm viel höher werden und erst weiter hinten verstreichen, also jedenfalls keine Grenze bilden. Bei *Amphidromus* wechselt je eine niedrigere mit einer höheren Falte ab, und alle sind zickzackförmig gestaltet (Jacobi). Die beiden Lebern können wohl ihre Ausführgänge so nahe zusammenschieben, daß sie als eine erscheinen; die Regel aber ist, daß sie getrennt bleiben, aber nur auf eine kurze Strecke, und daß die Teilung nie weiter geht. Wichtig sind die beiden Längsfalten, welche die Leberöffnungen zwischen sich fassen. Sie beginnen im ersten Darmschenkel, erreichen an den Öffnungen ihre größte Höhe und verstreichen allmählich im Mitteldarm. Gartenauers Auffassung, daß sie bei der Weinbergschnecke das Secret der einen Leber in den Vormagen, das der anderen in den Mitteldarm leiteten, wird von Jacobi, der die Verhältnisse bei *Amphidromus* und japanischen Heliciden untersuchte, bestritten. Doch ist wohl auch dessen Ansicht, daß die Richtung lediglich in den Mitteldarm führe, zu modifizieren (s. u.). Auch Taylors Anschauung, der in der Hauptfalte eine Typhlosolis zu gesteigerter Resorption erblickt, hat wohl nur bedingte Gültigkeit. Wichtiger scheint mir die Auffassung, die er aus der Form der Wülste bei *Amphidromus* ableitet, daß sie sich zum Verschluß aneinanderlegen und dem Abfluß des Secretes ein Hindernis entgegensetzen. Im Rectum treten wieder Längsleisten auf, bei *Amphidromus* erst ganz nahe am After. Am Beginn des Rectums, vor dem Eintritt in das Integument, liegt eine von Gartenauer beschriebene Rectaldrüse. Sie besteht aus kleinen Krypten, die miteinander verschmelzen können und von einem nicht wimpernden Drüsenepithel ausgekleidet sind, während das Epithel im Rectum flimmert. Die Drüsenzellen sind einfache Becherzellen, die auch sonst im ganzen Darm vereinzelt zwischen dem gewöhnlichen Epithel vorkommen, besonders an den Längsleisten.

Den *Helix*-Magen hat R. Monti histologisch analysiert. Sie unterscheidet: becherförmige Schleimzellen und cylindrisches Wimperepithel. Darunter liegen große Leydig'sche Bindegewebszellen, fibrilläres Bindegewebe, Pigmentzellen, glatte Muskelfasern und Gefäße, die von einem Endothel ausgekleidet sind. Außen folgt eine dünne Lage von Längsmuskeln und eine Lage von Ringmuskeln, endlich eine Bindegewebsschicht. Das reiche Gefäßsystem in den Längsfalten hat Nalepa studiert.

Die Angaben über die Verbreitung des Flimmerepithels lauten verschieden. Nach Nalepa wimpert bei der jungen *Helix* der ganze Darm, nachher scheinen sich die Cilien auf bestimmte Längsbahnen an den Leisten zu beschränken. Die Zellen sind an der Basis ausgefranzt wie bei der Haut.

$\gamma\gamma$) Darm der Nacktschnecken (mit Ausnahme der Janelliden).
(XVIII, 10; XIX, 1—7)

Der Darm der Limaciden, Arioniden, Oopelten, Urocycliden usw. zeigt mancherlei Besonderheiten, nämlich: Verlängerung der einzelnen Darmschenkel, Verschiebungen in der gegenseitigen Länge und in der Lage der beiden Lebern, überzählige Darmschenkel, starke Aufwindung und einen Blinddarm, dazu Abweichungen in der inneren Struktur. Es ist keineswegs gesagt, daß die Abweichungen überall auftreten; vielmehr zeigen sie sich in ganz verschiedenem Maße bei den einzelnen Gruppen. Die Halbnacktschnecken, wie die Parmariongruppe, *Parmarion*, *Microparmarion*, *Parmella*, *Parmacochlea* u. a. schließen sich, wie es scheint, ausnahmslos an die Heliciden s. lat. an, also an die vorige Gruppe, so daß man sie als Übergangsformen betrachten kann. Bei den Arioniden ist vielfach noch der Pylorusblindsack leidlich vom langen Vormagen oder Kropf abgesetzt, meist aber bilden beide ein fortlaufendes Rohr ohne Unterbrechung. Es wird bei der plumpen *Parmacella* zu einem weiten Sack. Auch führt diese Form insofern zu den Limaciden über, als noch ein Leberläppchen in dem hohlen Nucleus der Schale steckt. Wesentlich für den ganzen Situs ist die Länge des Darms hinter dem Magen. Denn wo sie beträchtlich zunimmt und der zweite Darmschenkel den ersten, also Ösophagus + Magen, übertrifft, da rückt die letzte Umbiegungsstelle, d. h. die zwischen drittem und viertem Schenkel, hinter die erste Beuge zwischen den ersten und zweiten Schenkel, d. h. hinter den Magen. Damit verschieben sich die Lebern. Wo der Magen die hinterste Stelle des Darms bildet, liegt die große Leber vorn zwischen den Darmschlingen, die kleine aber bildet als Hinterleber das Ende des Intestinalsacks. Wo aber der Magen weiter vorn liegt als die letzte Darmbeuge, da erweitert sich auch die Vorderleber mit den Darmschenkeln nach hinten, so daß sie, wiewohl vorn beginnend, zugleich die hintere Spitze bildet; die Hinterleber aber rückt nach vorn und stellt sich, wiewohl kleiner, der Vorderleber symmetrisch gegenüber, Vorder- und Hinterleber sind damit zur rechten und linken Leber geworden. Diese Umlagerung vollzieht sich bei verschiedenen Gruppen, zwischen *Limax* und *Agriolimax*, zwischen den europäischen und amerikanischen Arioniden. Zwischen *Limax* und *Agriolimax* vermittelt *Monochroma* insofern, als hier bei der Magenstellung von *Limax* die kleine Hinterleber auf der linken Seite bereits einen Lappen bis weit nach vorn vorschiebt in die künftige Stellung. Überzählige Schenkel entstehen hier nicht durch Interpolation zwischen den typischen, sondern durch Verlängerung über den Spindelmuskel hinweg; die Einschiebung trifft also die Stelle vor dem Rectum, wo bei *Limax* und verschiedenen Verwandten, *Limacopsis*, *Gigantomilax* u. a., ein fünfter und sechster Schenkel lagern. Dadurch erhalten die vorderen Darmbeugen feste Bestimmung, die erste, zwischen dem zweiten und dritten, schlägt sich unmittelbar über die vordere Aorta, die zweite, zwischen dem vierten und fünften, über den Columellaris.

Bei *Urocyclus* mit normalen vier Schenkeln führt die Verlängerung des Magens zu einer Verschiebung der beiden Lebermündungen. Sie sind um reichlich 1 cm voneinander getrennt.

Am Beginn des Enddarms, d. h. bei manchen *Agriolimax*- und Lytopelte-Arten am vierten, bei *Limax-Lehmannia* und manchen *Gigantomilax* am sechsten Schenkel, sitzt ein Blinddarm von verschiedener Länge, und auch bei den Ackerschnecken, die ihn nicht deutlich hervortreten lassen, deutet wenigstens eine plötzliche Verengerung mit einseitiger Ausladung seine Stelle an. Bei den Ackerschnecken krümmt sich das Coecum bisweilen zusammen und schlägt das kolbige Hinterende nach vorn. Bei den asiatischen Arten aber zieht es in der Medianlinie genau nach hinten. Ebenso, nur viel länger, verhält sich dieses Coecum bei den Lehmannien und asiatischen *Gigantomilax*, wo es unmittelbar unter dem Kiel bis ans Ende der Leibeshöhle sich erstreckt. Babors Angabe, daß es bei *Limax* (*Lehmannia*) *flavus* aus der Verschmelzung eines langen fünften und sechsten Schenkels hervorgegangen sei, hat sich nicht bestätigt. Die Struktur dieses Coecums, in dem niemals Nahrungsteile gefunden werden, ist dieselbe wie die des Darms. Höchstens bei *Agriolimax agrestis* von den Kerguelen drängte sich höheres Epithel zu einzelnen Polstern zusammen, so daß man an eine Rectaldrüse denken könnte*). Mir scheint eine Vermutung näher zu liegen, nämlich die, daß wir es in diesem Blinddarm mit dem ursprünglichen Enddarm zu tun haben**). Wir würden damit zu einer ähnlichen Lage des Afters kommen, wie etwa bei *Doris* unter den Opisthobranchien. Der Enddarm wäre als selbständige Ectodermeinstülpung aufzufassen, die mit dem Pneumostom und Genitalporus nach vorn verlagert wäre und sich nachträglich mit dem Darm verbunden hätte, so zwar, daß die Vereinigungsstelle allmählich nach vorn gerückt und bei einzelnen Formen der Rest des Darms als Coecum in ursprünglicher Lage erhalten geblieben wäre. Vielleicht kann die Entwicklungsgeschichte künftig darüber entscheiden. Möglicherweise stellt die Schwanzdrüse der Arioniden und Zonitiden einen Rest der embryonalen Podocyste dar und beide zusammen das ursprüngliche Protodacum**).

Mit der Verlängerung des Magens ergeben sich Strukturänderungen. So treten bei großen *Paralimax* aus dem Ösophagus zwar zahlreiche dichte Längsfalten ein, aber sie werden bald ersetzt durch viel weitere Längs- und Querleisten, die ein Netzwerk bilden von oblongen Maschen verschiedener Größe und Dichte, deren unregelmäßig wechselnde Anordnung s. XIX, 7. Man kann bemerken, daß frisch getötete *Limax* oft ähnliche Wabenstruktur zeigen. Konservierung und Magenfüllung ändern das Relief. Bei *Urocyclus* fand ich die hohen Längsleisten, wie überall, im

*) Simroth. Die Landnacktschnecken der deutschen Südpolar-Expedition 1901 bis 1903. In dem Werke: Deutsche Südpolar-Exped. 1910.

**) Simroth. Über den Darm der Pulmonaten. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Leipzig 1910.

Schlund und Enddarm; im Magen trat eine Doppelfalte hervor, welche die Leberöffnungen zwischen sich faßte und als niedrige, bräunlich drüsige Stränge mit manchen Querbrücken weit in den Mitteldarm reichte. *Paralimax* hat Längsfalten wie im Schlund ebenso im ersten Teile des Mitteldarms. Täuber beschreibt aus dem Mitteldarm von *Paralimax* reiche einzellige Drüsen, die als Becherzellen im Epithel liegen, aus dem Enddarm dagegen solche, die unter dem Epithel ihren Zellkörper haben, ähnlich also wie bei den Janelliden (s. o.).

Mit den Janelliden hat der Darm der übrigen Nacktschnecken nicht nur die größere Länge, sondern auch die viel stärkere Aufwindung und Zusammenknebelung in toto gemeinsam; der einzelne Schenkel kann in einer Spirallinie mehrere Umgänge beschreiben. Man kann daher, wie es Pfeiffer bei *Triboniophorus* getan hat, weit mehr Schenkel herausrechnen, wenn man diese Komplikation berücksichtigt. Für die Erkennung des Grundplanes kommen aber nur die vorderen und hinteren Darmbeugen in Betracht. Die Aufwindung ist nach den Gattungen sehr verschieden, so zwar, daß sowohl innerhalb der Limaciden wie Arioniden die beiden Typen vorkommen, bei denen die linke Leber vorn oder hinten liegt, entsprechend einem kurzen oder langen ersten Darmschenkel.

Anomalie im Verlauf des Darmkanals.

Hier dürfte nur ein *Arion Simrothi* Künkel zu erwähnen sein, der durch bruchsackartige Vorwölbung des Mantels einen Rückschlag vortäuschte. In der Tat hatte sich der Eingeweidesack hauptsächlich in den Bruchsack zurückgezogen wie bei einer Gehäuseschnecke, aber der Verlauf der Darmschenkel war ganz unregelmäßig, der lange Magen hatte sich in S-förmiger Schleife zusammengelegt, und der Darm beschrieb eine ganze Reihe ungeordneter Schlingen. Der Rückschlag war zum mindesten ohne Beziehung zum Darm (100).

Leber und Verdauung der herbivoren (omnivoren) Stylommatophoren (XVIII, 8, XIX, 12—17).

Für unsere gemeinen Arten von *Helix*, *Limax* und *Arion* haben wir die ausführlichsten Untersuchungen. Wenn Frenzel auf weiter Grundlage in den verschiedenen Lebern der Mollusken allerlei Einschlüsse nachwies, die zum großen Teile noch der physiologischen Aufklärung harren, wenn Levy Beiträge gab zum physiologischen Verhalten der Mitteldarmdrüse der Weinbergschnecke, so kommt doch für die Kenntnis der einzelnen Zellen in erster Linie die Arbeit von Barfurth in Betracht, und die weitgehendsten Aufschlüsse über die Verdauung verdanken wir Biedermann und Moritz, denen wir zunächst folgen (691). Ältere Angaben, wie die von Cl. Bernard u. a., die bald Zucker, bald Gallenfarbstoffe gefunden haben wollten, haben nur noch historischen Wert. Sie wurden bereits



von Frédéricq 1878 zurückgewiesen. Yung, bereits auf Barfurth fußend hat ausführliche Untersuchungen über die Verdauung angestellt.

Die einzelnen Leberfollikel sind unregelmäßig mit namentlich stark wechselndem Lumen, das zu einem schmalen Spalt zusammensinken kann. Ebenso wechselnd scheint das Bindegewebe, das die Leber durchsetzt. Es ist teils fibrillär, teils von großen Leydigschen Zellen und Muskelfasern durchsetzt. Bei *Limax* tritt es am meisten zurück.

Die Sekretzellen, wie Biedermann und Moritz die von Barfurth als Fermentzellen, von Frenzel als Keulenzellen oder keulenförmige Fermentzellen bezeichneten Elemente nennen, enthalten in einer Vacuole derbe Secretkugeln, die entweder gelb oder gelbbraun oder dunkelrotbraun erscheinen. Bei den ersteren enthält die Vacuole eine gelbliche, bei den dunkeln eine klare Flüssigkeit. Glycerin und Alkohol haben auf die Secretkugeln keine Wirkung, ebensowenig im allgemeinen Säuren, schwache noch eher als selbst konzentrierte Schwefelsäure, dagegen werden sie durch Alkalien stark angegriffen und schließlich entfärbt. Wasser läßt durch Osmose zunächst die Vacuole aufquellen und dann platzen, wobei Eiweißgerinnsel auftreten; schließlich wird auch die Secretkugel entfärbt. Das Ergebnis ist, daß die dunkeln Kugeln die Vorläufer der hellen sind, und daß die austretende farbige Flüssigkeit das eigentliche Secret darstellt. Dem entspricht es, daß nach Fütterung die hellen Kugeln überwiegen, im Hungerzustand und während der Winterruhe dagegen die dunkeln, wodurch das stark wechselnde Colorit der ganzen Leber bedingt wird. Junge Secretzellen sind länglich und enthalten viele Vacuolen, jede mit einer anfangs minimalen, noch hellen Secretkugel. Allmählich tritt Zusammenfluß ein. Unsicher sind Zellen, die bei *Helix hortensis* blasse Kugeln enthalten, die höchst widerstandsfähig gegen Säuren und Basen, aus kleinen Kugeln durch Verschmelzung entstanden und bisweilen konzentrisch geschichtet sind. Einmal waren sie himmelblau, bei einem Hungertier.

Die Zellen, welche Barfurth Leberzellen, Frenzel Körnerzellen nennt, fassen Biedermann und Moritz als Resorptionszellen auf. Sie erheben sich meist über die Secretzellen und ragen mit dem freien, keulenförmig angeschwollenen Ende zottenartig in das Lumen der Acini hinein. Sie sind namentlich im freien Teil von Vacuolen durchsetzt, welche Eiweißeinschlüsse als Reservestoff enthalten. Ebenso beherbergen sie Fett und Glykogen. Nach längerem Hungern verschwinden alle Einschlüsse. Gelbe Tropfen, die gelegentlich in Menge sich finden und die Vorgänger zur Annahme führten, daß diese Zellen ein Secret lieferten, fassen Biedermann und Moritz umgekehrt als aus den Secretzellen stammendes, in den Darm entleertes und von den Resorptionszellen wieder aufgenommenes Secret auf. Gelbe krümelige Massen, die in den Nebenräumen des Cytoplasmas, aber nicht in eigentlichen Vacuolen liegen, und die bei beiden Zellsorten vorkommen, sind nicht Excrete, sondern An-

zeichen einer regressiven Umbildung in alternden Zellen, die abgestossen werden.

Die Kalkzellen endlich, mehr basal gelegen, enthalten Calciumphosphat in dichten Körnern, wie es scheint, in eine organische Grundmasse eingelagert, dazu ebenfalls Fett. Daß die Kalkspeicherung in der Leber mit der Bildung des an Phosphat reichen Epiphragmas zusammenhängt, wurde bereits besprochen (S. 201). Andererseits fällt auf, daß die Kalkzellen bei *Limnaea* und *Planorbis* fehlen, dagegen bei den Nacktschnecken reichlich vorhanden sind. Ob man daraus mit Barfurth auf Beziehungen zwischen dem Kalk der Leber und der Schleimabsonderung in der Haut schließen darf, bleibt vorläufig ebenso unsicher, wie die Abhängigkeit der äußeren Färbung von der Farbe der Leber, die Barfurth bei *Arion empiricorum* zu erkennen glaubte.

Die organische Masse der Leber ist im Winterschlaf dieselbe wie im Sommer nach Levy. Nur Zucker und Fett verschwinden. Im Winter läßt sich in der Asche eine Spur von Kieselsäure nachweisen, nicht dagegen während der guten Jahreszeit, mithin ebenso wie bei der Radula (s. o.). Gallenfarbstoffe konnte Levy so wenig nachweisen, wie seine Vorgänger, Hammarsten u. a. Krukenberg unterschied ein besonderes Helicorubin. Das besondere Achrooglykogen, das Landwehr angab, scheint nicht zu existieren. Diese Angaben beruhen auf Analysen, die ohne Rücksicht auf die histologischen Veränderungen gemacht wurden.

Die Wirkung des in den Magen ergossenen braunen Lebersaftes hat sich erst sehr allmählich einigermaßen aufklären lassen, besonders unter Zuhilfenahme der mikroskopischen Bilder. Frédéricq und Barfurth stützten sich vielfach auf Krukenberg, der aber namentlich durch Zusätze von Alkalien, anorganischen und organischen Säuren zu falschen Schlüssen kam, Unterschiede zwischen Limaciden und *Helix*, ja sogar zwischen *Arion ater* und *A. rufus* zu finden glaubte, ein besonderes Helicopepsin aufstellte u. dergl. Yung kam der Wahrheit näher. Biedermann und Moritz kritisierten alle die früheren Ergebnisse und kamen namentlich durch Vergleich mit Insekten zu bestimmten Folgerungen. Danach werden Kohlehydrate verdaut, wiewohl von gierig aufgenommenem Mehlbrei nach 5 bis 10 Stunden der größte Teil unverdaut entleert wird; Cellulose wird von den Versuchsschnecken viel energischer gelöst als von Raupen z. B., von einem Blatt bleiben namentlich die obere und untere Epidermis, sowie die (verholzten) Gefäßbündel übrig; gelöstes Eiweiß wird resorbiert, sowohl das, was im Magensaft aus der Leber stammt, als Hühnereiweiß, welches dem Mehl zugefügt wurde. Dagegen ist kein proteolytisches Ferment vorhanden, festes Eiweiß, Muskelfasern u. dergl. werden nicht weiter verändert, als in Wasser, schwachen Säuren usw. Fraglich bleibt es dabei noch, ob dessen Verdauung etwa in den Leberacinis bei direkter Berührung mit den Resorptionszellen möglich ist. Es wird durch weitere Versuche bewiesen, worauf wir gleich zurückkommen. Frischer Leber-

und Magensaft reagiert höchstens schwach sauer, später wird er dagegen stark sauer, weil aus dem Glykogen durch Gärung Milchsäure entsteht, welche eine weitere Fäulnis antiseptisch verhindert.

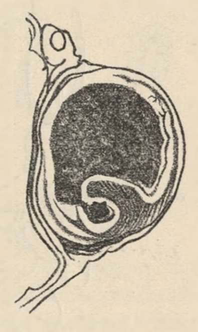
Die direkte Beobachtung der freigelegten Leber zeigt lebhafte Bewegungen. Die Muskulatur des Magenblindsacks bewirkt von Zeit zu Zeit starkes Einströmen des Chymus in die Leber, wobei die feineren Partikel, Stärke und Chlorophyll zumal, bis in die feinsten Acini vordringen. Dem gegenüber machen sich feinere Strömungen bemerklich, die wieder aus der Leber herausführen. Sie beruhen teils auf dem Wimperepithel der Lebergänge, teils auf den Kontraktionen der Eigenmuskulatur der Drüse. An den herausgeschnittenen Stücken sieht man noch stundenlang feine, langsame Pulsationen, ähnlich wie etwa in der äußeren Haut in den Runzeln. Da ergibt sich, daß die Nahrungsaufnahme durchweg in der Leber geschieht. Bei Fütterung mit Mehlbrei, dem fein verteiltes, durch Carmin rotgefärbtes, geronnenes Hühnereiweiß zugesetzt wurde, dringen nur die Stärkekörnchen bis in die letzten Spalträume vor, das Eiweiß wird dagegen gleich aufgenommen, wie man an dem zarten Rot der Resorptionszellen erkennt. Der unmittelbare Vorgang wurde indes nicht beobachtet, denn er vollzieht sich anscheinend sehr schnell und zeitlich verschieden bei den einzelnen Individuen. Die Fettaufnahme wird durch ein stark wirkendes Steapsin vermittelt. Sie geschieht nicht, wie Levy u. a. glaubt, durch Emulsion, sondern durch Verseifung und Abspaltung. Dann erst wird innerhalb der Resorptions- und Kalkzellen wieder synthetisch Fett gebildet. Ja das Fett in diesen Zellen stammt nicht nur aus aufgenommenem Fett, sondern ebenso aus Kohlehydraten. Bei Fettfütterung (Mehl mit Rahm) zeigen sich die Fetttröpfchen in den Zellen erst mehrere Stunden später, ein Beweis für die Aufnahme in anderem Zustande. Bei Brotfütterung wird viel Fett gebildet, indem die Stärke sowohl in Glykogen, als in Fett verwandelt wird. Reihen feiner Fetttröpfchen, besonders in der unteren Hälfte der Zellen, zeigen den Weg der intracellulären Wanderung an. Bei *Helix* bleiben die Tröpfchen klein, bei *Limax maximus* fließen sie oft zu großen Tropfen zusammen. Das Fett so gut wie das Glykogen, findet sich nach einigen Stunden in den Leydigschen Zellen, im bindegewebsarmen *Limax*-Darm dagegen in den Darmepithelien selbst. Wäre da nicht ein Fragezeichen am Platze, ob nicht hier doch eine unmittelbare Resorption durch das Epithel statt hat? Der Umweg aus der Leber in das Darmepithel durch die Hämolymphe erscheint kaum nötig, besonders da sich ein abweichender Verdauungsmodus bei den Raublungenschnecken fast mit Sicherheit erschließen läßt (s. u.).

Von besonderem Interesse ist noch der von Biedermann und Moritz erbrachte Nachweis, wie bei *Helix* die Excremente zustande kommen. Sie zeigen, je nach der Nahrung, einen dickeren oder dünneren inneren, aus Nahrungsresten zusammengesetzten, vielfach gewundenen

Faden in einer dicken Schleimumhüllung. Der Schleim stammt aus den reichlichen Becherzellen des Dünn- und Enddarms, der Faden dagegen aus der Leber. Und da kommt die hohe Falte in Betracht, welche nach Gartenauer von den Lebermündungen in den Mitteldarm führt. Sie legt ihren freien Rand so gegen die Darmwand, daß ein abgeschlossenes Rohr entsteht, durch welches der Leberinhalt in den Darm gelangt (Textfig. 118). Dabei ist es interessant, zu sehen, wie die Leber die Nahrungsteile gesondert in den Kot eintreten läßt. Zugesetzte Farbstoffe sind bald dem Faden beigemengt, bald scharf getrennt, so daß sie ihn umhüllen.

Für *Helix* und *Arion*, schon fraglicher für *Limax maximus*, dürfte somit bewiesen sein, daß die gesamte Verdauung, Lösung, Resorption und eventuell unmittelbare (phagocytäre) Eiweißaufnahme lediglich in der Leber statt hat. Die Mitteldarmdrüsen, den seitlichen Taschen in der ganzen Länge des Neomeniendarms homolog, übernehmen ausschließlich die Digestion. Die Gewohnheiten der Schnecken bringen es mit sich, daß die Vorräte während der oft langen Hungerpausen nur allmählich aufgebraucht werden und Fett wie Glykogen erst nach mehreren Wochen verschwinden, und daß andererseits nach dem Wiedererwachen sehr große Nahrungsmengen aufgenommen werden, deren Ausnutzung nur eine beschränkte ist.

Fig. 118.



Aus einem Querschnitt durch den Intestinalsack von *Helix*, der den Anfang des Mitteldarmes mit der Falte trifft. (Nach Biedermann.)

Innervierung.

Für die Bewegung der Leber ist die Beobachtung Nalepas von Wichtigkeit, wonach das gangliöse Nervennetz des Darms sich bis auf die kleinen Leberacini erstreckt. Die Maschen werden dabei spärlicher und die Ganglienzellen kleiner.

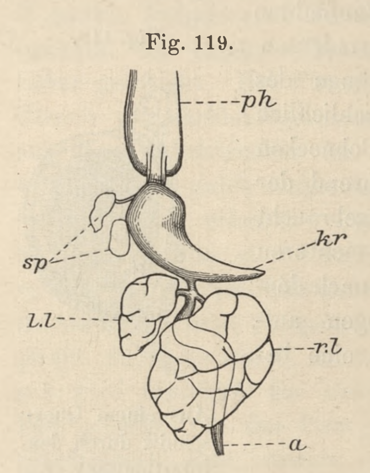
$\delta\delta$) Darm der Raublungenschnecken (XIX,9—11).

Wie *Atopos* seinem Gebisse nach hier stehen würde, im übrigen aber ganz außerhalb der Gruppe bleibt, so zeigen auch die übrigen „Testacelliden" ihren auf Konvergenz beruhenden lockeren Verband durch großen Wechsel in der Ausbildung des Darmkanals. Gleichwohl läßt sich eine gemeinsame Tendenz erkennen, nämlich die Beschränkung des Magens auf die Ösophaguserweiterung oder den Kropf und die daraus folgende Einmündung zweier symmetrischer Lebern, einer rechten und einer linken, in einen Darmabschnitt von gewöhnlichem, engem Lumen. Anhänge, wie Blinddarm, Divertikel, Rectaldrüse, scheiden beinahe ganz aus. Oft zeigt sich Neigung zur Darmverkürzung. Aber alle diese Dinge sind mehr nebensächlich, denn der Übergang von den verschiedensten Gruppen her läßt noch allerlei Andeutungen zurück.

Als ein Paar Formen von noch fremdem Habitus erscheinen etwa *Plutonia* und *Parmacellilla*. *Plutonia* hat noch nach dem kurzen Ösophagus einen langen Magenschlauch bis zur ersten Darmbeuge, wo die beiden Lebern in den Pylorusblindsack münden; dann folgen drei weitere Schenkel, etwa wie bei einer *Vitrina* oder *Helix*, zu denen sie nach der Konfiguration des Darms zu stellen wäre.

Anders schon bei *Parmacellilla* (Textfig. 119). Auf den kurzen Ösophagus folgt der Magen als Vorderdarmerweiterung, an die sich ein relativ kurzer Darm so ansetzt, daß der Magen mit einem spitzen Blindsack nach rechts darüber hinausragt. Die beiden Lebern münden einander gegenüber in den engen Darm; die linke zeigt noch durch ihre Kleinheit, daß sie der Hinterleber der vorigen Gruppen entspricht. Der Magen hat verschiedene Systeme von Falten. Das eine umgibt ringförmig die Pylorusöffnung. Das andere geht in den Blindsack hinein, dessen eine Wand es der Länge nach furcht. Dieser Blindsack steht innerhalb der Stylommatophoren vollkommen vereinzelt, und ich möchte kein Bedenken tragen, ihn bei der primitiven Stellung der *Parmacellilla* als ein Homologon des Krystallstielsackes zu betrachten, freilich in anderer Ausbildung als bei *Amphibola*, auch ohne Krystallstiel.

Fig. 119.



Darm von *Parmacellilla*. *a* After. *kr* Krystallstielsack. *l.l* linke, *r.l* rechte Leber. *ph* Pharynx. *sp* Speicheldrüsen. (Original).

Daudebardia und *Testacella* haben einen kurzen Ösophagus, der sich zum großen Magen erweitert. Nach der Verengerung münden die Lebern ein, in ganz ähnlicher Weise und Stellung wie bei *Parmacellilla*. Plate redet noch von Vorder- und Hinterleber und läßt den Ductus hepaticus der ersteren dorsal, den der zweiten gegenüber ventral eintreten. Da er aber selbst auf die Drehung des Magens nach links hinweist, sind Lebern und Mündungen einfach als rechte und linke zu unterscheiden. Nachher wendet sich der Darm wieder auf eine kurze Strecke nach vorn, um dann in einem dritten langen Schenkel zum After zu ziehen, vor welchem er sich mit dem Ureter zu einer kurzen Kloake vereinigt. Bei einigen Testacellen bildet die zweite Hälfte des letzten Schenkels noch eine spindelförmige Erweiterung. Es versteht sich von selbst, daß die starke Kontraktionsfähigkeit dieser Tiere entsprechende Verlagerung des Darms zur Folge hat. Wir haben also im ganzen drei Darmschenkel; und es mag eingeschaltet werden, daß Taylor, der den ersten oder Magenschenkel bei Seite läßt, solche Formen als Dichodroma bezeichnet. Ihnen sollen die Heliciden als Trichodroma und *Limax* als Pentadroma gegenüberstehen. Der Ösophagus hat unten niedrige, oben höhere Längsfalten

(Plate), im Magen werden sie durchweg höher und bekommen Seitenzotten, während sich niedrige Leisten einschieben. Lacaze-Duthiers hat das reiche Gefäßsystem darin nachgewiesen, ähnlich Nalepa (s. o.), und Plate bemerkt, daß bei stärkerer Füllung die Falten des Magens, vielleicht auch die des Schlundes, vollkommen sich glätten und verschwinden können. Längsfalten treten wieder im Rectum auf. Die Falten des Vorderdarms wimpern an den Seiten, hinter der Leber flimmert der ganze Darm. Zu dem cylindrischen Wimperepithel treten einzellige Drüsen, deren Körper unter der Epithelschicht liegt. Da sie bei *Daudebardia* erst hinter den Lebern und dann in großer Menge auftreten, will Plate deren Magen bis zu den Lebergrenzen rechnen, bemerkt aber, daß er die Drüsenzellen bei *Testacella* auch im Magen gefunden habe, daher die Abgrenzung auch hier wieder unsicher wird. In der Leber von *Daudebardia* findet derselbe Autor nur zwei Zellsorten, Leber- und Kalkzellen, bei *Testacella* glaubt er auch Fermentzellen unterscheiden zu können. Noch mag bemerkt werden, daß am Anfange des Testacellenmagens sich Mesenterialbänder ansetzen, die ihn an das Integument heften, ähnlich wie bei einzelnen *Vaginula* (s. o.).

Fig. 120.



Stück des Magens und Mitteldarmes von *Daudebardia (Libania) Saulzyi*, mit einem Regenwurm, dessen Vorder- und Hinterende aus dem Munde der Schnecke herausragten, während die Mitte bereits verdaut war. (Nach Simroth.)

Für die Verdauung ist die Beobachtung maßgebend, wonach man im Magen der Schnecke das Mittelstück eines Lumbriciden finden kann, dessen Vorder- und Hinterende noch unversehrt und vermutlich lebend aus dem Munde herausschauen (Textfig. 120). Vom Mittelstück ist nur die Chitincuticula der Haut vorhanden, als Beweis, daß die Auflösung des Wurmes innerhalb des Magens geschieht, wobei die Fermente entweder osmotisch durch die Haut des Wurmes oder unmittelbar durch die Poren der Segmentalorgane wirken mögen. Es bleibt noch zu untersuchen, ob die Fermente allein in der Leber oder auch in der Magenwand gebildet werden, ebenso ob die Resorption allein in der Leber oder auch im Magen stattfindet.

Für *Paryphanta*, *Rhytida* und verwandte liegen die Arbeiten von Beutler und M. Woodward vor. *Paryphanta* bietet mancherlei Abweichungen. Der Ösophagus ist lang, der Magen hört nicht mit den Lebergängen auf, sondern es ist noch ein Stück des Darms durch seine Weite und seinen Muskelreichtum als Pylorusabschnitt gekennzeichnet. Der lange nach *Helix*-Art aufgewundene Mitteldarm geht fast unvermerkt in den Enddarm über, der sich im After in die durch Pigmentmangel gekennzeichnete Analrinne öffnet. Der Ösophagus trägt Längsleisten, wie der Magen und wie der Mitteldarm. In letzterem werden sie nur niedriger und verschwinden da, wo blasige Erweiterungen mehr Chymus einschließen.

Einzellige Drüsen sind dem Epithel durchweg eingelagert, auch in den freien Lebergängen. Die im Schlund scheinen durch besondere Tinktionsfähigkeit ausgezeichnet. Dichte Häufung im Pylorusteil des Magens und im Beginn des Rectums. Die Leber enthält die dreierlei Zellen, die Leberzellen haben ihre Secrettröpfchen nicht nur in Vacuolen, sondern auch frei im Plasma, die Kalkzellen treten nur bei einem jugendlichen Individuum auf, die Fermentzellen sind am seltensten. Am Ösophagus sind die reichlichen Längs- und Ringmuskeln nicht nach Schichten geordnet, sondern durchflechten sich.

Die verschiedenen nackten Testacelliden des Kaukasus schließen sich mehr an die echten Testacelliden an, abgesehen von der Richtung des Enddarms, die durch die vordere oder hintere Lage des Pneumostoms bedingt wird. Ebenso unwichtig ist die durch die Länge des Pharynx bedingte Differenz, welche den kurzen Schlund bei *Selenochlamys* nach vorn, bei den übrigen nach hinten verlaufen läßt. In übrigen folgt ein dickwandiger Magen, der bei den Lebermündungen bereits wieder zum gewöhnlichen Darm geworden ist, wenigstens dem Lumen nach. Die Lebermündungen liegen einander gegenüber, höchstens etwas gegeneinander verschoben, so gut wie die Speicheldrüsen eine wechselnde Lage haben können, bald symmetrisch zu beiden Seiten des Magens, bald dagegen die linke vor ihm, die rechte weiter hinten an seiner Seite, Dinge, aus denen man ebenso gut eine verschiedene Beziehung der Magenwände bei den einzelnen Gattungen herleiten könnte. Eine solche könnte man auch aus der Form des Magens selbst erschließen. Bei *Trigonochlamys,* wo ihn die Speicheldrüsen symmetrisch einschließen, geht er vorn kontinuierlich in den Schlund über, hinten ist er aber abgerundet, so daß der Darm mit den Ductus hepatici scharf sich absetzt. Bei *Pseudomilax* ist der Absatz an der Cardia und am Pylorus gleich gut ausgebildet, bei den übrigen, *Phrixolestes*, *Hyrcanolestes*, *Chrysalidomilax*, ist der Absatz vorn scharf, hinten dagegen verjüngt sich der Magen allmählich. Bei *Phrixolestes* setzt sich vorn rechts, hinten beiderseits am Magen je ein muskulöses Mesenterialband an, das den Magen am Integument befestigt. Es versteht sich von selbst, daß solche Bänder nur da auffielen, wo sie besonders stark entwickelt waren. In schwächerer Ausbildung entziehen sie sich leicht der Beobachtung. Bei *Chrysalidomilax* fiel hinter den Lebergängen eine nochmalige, fast kugelige Erweiterung des Darms auf. Im allgemeien ist bei allen diesen Formen der Magen kurz und dickwandig, wobei im Innern die Falten und Zotten so überwiegen, daß nur mehr die Vertiefungen zwischen ihnen ins Auge fallen.

Die Gruppe der Glandiniden endlich unterscheidet sich durch den langen, in vier Schenkel gelegten Darm, wodurch sie sich an *Paryphanta* anschließen würde. Der Ösophagus ist länger, am kürzesten noch bei *Salasiella*; dann folgt ein Magen, dessen Vorderende kropfartig vorspringt, nach hinten aber allmählich in den Darm übergeht. Seine Längsfalten

lassen eine Stelle frei, gewissermaßen als Verlängerung des Schlundes. Die beiden Lebergänge münden normal gegenüber in den Darm. Strebel bezeichnet eine mäßige Erweiterung dieses Darmteiles, die aber nur gelegentlich beobachtet wurde, als zweiten Magen. — —

Die vergleichende Übersicht folgt erst weiter unten.

Faeces.

Die Losung erlaubt, bis zu gewissem Grade auf die Schnecke zu schließen, der sie entstammt, doch sind die Differenzen beschränkt oder noch nicht genügend beachtet. Die Faeces der Heliciden, Arioniden usw., ebenso aber auch die der Glandiniden werden in langen Würsten entleert, die von *Limax* in kurzen Spindeln, dem Mäusekot ähnlich. Man findet sie im Enddarm gehäuft, so daß sie in paralleler Anordnung und schräger Stellung dicht hintereinander liegen. Es wird dann meist auch eine Anzahl in einem Haufen ausgestoßen. Über die Beziehung der Nahrungsreste aus der Leber zum Schleim des Darms s. o.

3. Regeneration des Darmepithels (XVIII, 11).

Seit Sempers Untersuchungen taucht wiederholt die Angabe auf, daß das Darmepitheil nach Zeiten des Hungers, besonders des Winterschlafs, sich erneuere. Gartenauer macht derartige Angaben für die Weinbergschnecke, Täuber für *Paralimax*. Leider fehlt bei dieser Nacktschnecke die Angabe der Fangzeit. Die Bestätigung lieferte Rina Monti am *Helix*-Darm. Sie fand nicht nur während der Winterruhe, auch unmittelbar nach dem Erwachen im Frühling deutlich in gewissen Abständen mitotische Zellteilung. Und doch lauten die Angaben von Gartenauer und Täuber für die Weinbergschnecke anders. Auch Täuber kommt zu den Schluß, daß erzwungenes Hungern während des Sommers keine Neubildung des Epithels im Gefolge hat. Es erfolgt nur nach Schluß der Winterruhe. Da wird zunächst der Kern kleiner, dann nimmt er die alte Größe wieder ein und streckt sich schließlich in die Länge, er wird stäbchen- bis kommaförmig. Jetzt werden die Zellen abgestoßen, einzeln oder in kleineren Fetzen, nicht gleichzeitig auf einmal, sondern so, daß noch beliebig vereinzelte Zellen stehen bleiben und erst später folgen. Jetzt lockert sich das subepitheliale Bindegewebe an der freien Fläche auf, und es erscheinen in ihm hier und da freie Kerne, von denen die Bildung des neuen Epithels ausgeht. Ähnlich lautet Gartenauers Darstellung. Die weitere Untersuchung, ob hier wirklich mesodermale Bindegewebszellen (Hämolymphzellen?) vikariierend eintreten oder ob sich's um zurückgebliebene epitheliale Reservezellen handelt, ist Täuber uns leider schuldig geblieben. Die Entscheidung wird durch die Schnelligkeit, mit der sich die Neubildung vollzieht, wesentlich erschwert.

Nalepa weist darauf hin, daß die Erneuerung im Pharynx anders geschieht als im Darm. Im Pharynx wird die dicke Cuticula im Ganzen abgestossen, so daß die Zellen daran bleiben (XVIII. 11). Diese reißen

indes oberhalb der Kerne ab, von denen aus die Zellen wieder vervollständigt werden.

Bei der Unsicherheit, die dem Kapitel noch anhaftet, ist namentlich darauf hinzuweisen, daß wir die Gruppen, bei denen eine durchgreifende Regeneration des Darmepithels vorkommt, noch nicht entfernt angeben können. Vorläufig scheint es, daß nur die Formen in Frage kommen, die einen regelrechten Winterschlaf halten. Wieweit ein ähnlicher Trockenschlaf bei Tropenbewohnern eintritt und ob er ähnliche Konsequenzen hat, ist durchaus unbekannt.

g. Die Nahrung.

Die übliche Auffassung, daß die Mehrzahl der Pulmonaten herbivor sei, die Agnathen s. lat. aber carnivor, scheint nur der Ausdruck der besonders augenfälligen Extreme. Allerdings ist bei jenen (nach Biedermann ein Cellulose lösendes Ferment stärker ausgebildet als selbst bei den Insekten, die trotzdem in viel innigere Wechselbeziehungen zur Pflanzenwelt getreten sind, als die Lungenschenken; Spezialisten gibt es unter diesen nicht, wenigstens nicht unter den herbivoren. Sie finden wir bloß unter Raublungenschnecken, insofern als sie entweder auf Lumbriciden oder auf andere Gastropoden angewiesen sind, anscheinend mit Ausschluß aller übrigen Tiere. Und doch möchte sich's fragen, ob es überhaupt ein rein herbivores oder carnivores Pulmonat gibt. Freilich unsere großen Helices erscheinen zunächst wohl als reine Krautfresser, ebenso die *Arion*-Arten. Aber *Helix desertorum* nimmt in der Sahara den Darm voll Sand und gedeiht ausgezeichnet bei der Ausnutzung der niederen Algen, Protococcen u. dergl., denen der nächtliche Tau für ihr Wachstum genügt. In Oberitalien sah ich große *Pomatia*-Arten an Mauern und Felsen dem Thallophyten-, Algen- und Flechtenüberzug nachgehen, und ihre Faeces bezeugten, daß manches Sandkorn mit aufgenommen war und unverändert den Darm passiert hatte. Die Jungen von *Arion circumscriptus* und *hortensis* fressen mit Vorliebe an gefallenem Obst, *A. empiricorum* verschlingt Exkremente oder den von dem Fuß eines Spaziergängers getöteten Artgenossen, wie er ebenso an den Bäumen emporsteigt, um die an der Wetterseite massenhaft sitzenden Culicidenleichen abzuweiden, sei es, daß die Mückenkörper, sei es, daß die Entomophthora, denen jene erlagen, ihn anziehen. *Arion subfuscus* wird fast ausschließlich an Pilzen gefunden. Ähnlich verhalten sich die *Limax*-Arten. Im Freien bevorzugen die meisten Pilze, die mit den verwandten Flechten die Hauptnahrung ausmachen; *L. arborum* weidet die niedrigen Flechten ab, *L. tenellus* ist lediglich auf Hutpilze angewiesen, in der Jugend auf unterirdisches Mycel, erwachsen auf Sporenträger, wobei die Sporen unverdaut den Darmkanal passieren und die Keimfähigkeit behalten. Stahl betrachtet mit Recht *Limax cinereoniger*, *L. tenellus* und *Arion subfuscus* im Freien als Spezialisten, die auf Pilze beschränkt sind. Pilznahrung, die ausgelaugt wurde

durch Alkohol, verschmähen sie zunächst oder beachten sie nicht, während sie umgekehrt von *Helix*-Arten gleich angenommen wird. Die Ackerschnecken findet man an und über der Baumgrenze in den Alpen regelrecht an Pilzen, da sie doch sonst als arge Schädlinge der Kulturpflanzen gelten und im achtzehnten Jahrhundert deshalb eine Literatur hervorgerufen haben (67). Aus der nordrussichen Tundra kommen die beiden einzigen Nacktschnecken, *Agriolimax agrestis* und *Arion subfuscus*, nach den Angaben der Sammler stets von Hutpilzen. Von den Pilzen aus ist *L. flavus* zur Speicherschnecke geworden, die zarte Gemüse, Salat, Blumenkohl u. dergl., aber auch Rahm bevorzugt. *L. cinereus* wird wohl zur Plage in Gewächshäusern, wo er den jungen Pflanzen nachstellt, so gut wie gelegentlich eine *Vaginula* in einer Kaffeeplantage als Schädling auftritt, nach Cockerell, oder Trichotoxon in Ostafrika. Die Jungen von *L. maximus* zog Künkel mit Salat und Mohrrüben auf, erklärt aber, daß er sie im Freien ausschließlich an Hutpilzen getroffen habe, was ganz dem *Limax fungivorus* Poll. entspricht, der nichts ist als der junge *L. maximus*. Wenn Plate mir gegenüber betont, daß er *Amalia marginata* lange Zeit bei Salatfütterung in vollem Wohlsein erzogen habe (954), so erwidere ich, daß ich die oberitalienischen *A. marginata* und *gracilis* massenhaft an Pilzen erhielt, und nur *A. gagates* im Freien als Krautfresser beobachtete. An Hutpilzen trifft man an Clausilien, kleine *Helix*, ja selbst *Testacella Maugei*. Das Mycel, das an Baumstümpfen sich zwischen Holz und Rinde drängt und das Cambrium aufarbeitet, macht gerade diese aus anderen Gründen bevorzugte Stelle zur ergiebigen Nahrungsquelle, wo wir nicht nur neben unseren Nacktschnecken Clausilien, Patuliden und andere primitive Formen antreffen, sondern selbst die landbewohnenden Oncidiiden (Plate), wie auch Ostracolethe schwarzen Humus im Magen hatte. Clausilien aber weiden sonst Flechten und einzellige Algen ab, so gut wie Pupen, Buliminiden u. dergl. Und wieder sind es die Rostpilzflecke der großen Blätter von Petasites, Tussilago, Adenostylus u. dergl., die fast allein von kleinen Pupen abgenagt werden, so daß die Blätter über und über durchlöchert sind; und selbst unsere *Tachea hortensis* und *nemoralis* gehen zuerst diesen Äcidien an den Sträuchern nach, ehe sie die benachbarte Blattfläche angreifen und herbivor werden. Die Xerophilen trifft man besonders in den Mediterranländern in Masse an den Stengeln der Umbelliferen, aber erst nachdem diese abgestorben sind, und ihre Rinde der Vermoderung anheim fällt. Stahl erklärt die Tatsache daraus, daß im Mediterrangebiet die lebenden Pflanzen in besonders hohem Maße gegen Schneckenfraß geschützt sind, daher dort die Aufzucht fremder Gewächse sehr erschwert ist, lediglich der Schnecken wegen (618). Er hat die Mittel untersucht, durch welche die Pflanzen sich gegen Schneckfraß verteidigen. Die kieselreiche Oberhaut der höheren Kryptogamen und Gräser gibt mechanischen Schutz, und die Schnecken meiden sie. Die spreuigen Schuppen von Farnkräutern, die ich im Darm-

kanal von Janelliden antraf, sind bei dem Farnreichtum Neuseelands nicht auffällig; aber sie sind vermutlich bloß, so gut wie bei der Sand *Helix desertorum*, neben der eigentlichen Nahrung mit aufgenommen und machen sich nachträglich nur wegen ihrer Unverdaulichkeit bemerkbar, ein madagassischer Urocyclus mochte umgekehrt den Magen voll Grassamen haben, um ihn auszunutzen. Schachtelhalme sind durch ihre Kieselpanzer vortrefflich geschützt, nach dessen Entfernung werden sie gierig gefressen. Ob Moos im Magen von *Vitrina* zufällig, nebenbei oder als wirkliches Nahrungsmittel verschluckt wurde, bleibt wohl noch unentschieden. Im allgemeinen sind Laubmoose z. T. durch Gerbstoffe, mehr durch den Kieselgehalt ihrer Zellwände geschützt, während Lebermoose in ihren Ölkörpern Abschreckungsmittel von widerlichem Geschmack besitzen. Nadelhölzer kommen für die Schnecken in keiner Weise in Betracht. Die Angiospermen aber haben vielfachen chemischen und mechanischen Schutz erworben. Gerbstoffe sind bei Land- und Wasserpflanzen verbreitet und meist an zarten Stellen, Vegetationspunkten u. dergl. gehäuft. Kaliumbioxalat oder Kleesalz bewirkt den sauren Geschmack von Sauerklee, Sauerampfer usw. Drüsenhaare mit saurem Excret schützen Papilionaceen und Onagraceen. Ätherische Öle sind wirksam, wenn sie im Innern der Blätter und Stengel, noch mehr, wenn sie in äußeren Drüsen entwickelt sind, die Haare von Geranium robertianum und Primula sinensis wirken so unangenehm auf die Schneckenhaut, daß die Ackerschnecken sich an Schleimfäden von ihnen herablassen. Bitterstoffe kennzeichnen viele Gewächse, Gentianeen u. a. Überall hat Stahl den Beweis der Wirksamkeit dadurch erbracht, daß die Pflanzen frisch verschmäht, nach Ausschaltung des Schutzmittels aber genommen werden. Mechanischen Schutz gewähren Borstenhaare, die den Zutritt zur Pflanze erschweren. Feilhaare verwunden beim Fressen. Kalkschuppen und Kalkhaare wirken ähnlich; Schleim tritt schützend auf bei Tilia, Althaea, jungen Kakteen u. a., so gut wie die schleimigen Überzüge von Nostocaceen und anderen niederen Algen verschont werden. Rhaphiden von Arum, Scilla maritima, Narcissus poeticus, Spargel verwunden als Pakete spitzer Nadeln die Mundschleimhaut, schon Einzelkrystalle wirken störend. Milchröhren mit unangenehmem Inhalt drängen sich dadurch um so mehr hervor, daß sie oberhalb des Epithels enden. Häufig vereinigt eine einzige Pflanze verschiedene mechanische und chemische Schutzmittel. Es gibt wohl nur wenige Gewächse, die gar nichts davon haben.

Es ist wohl kein Zufall, daß ähnliche chemische Substanzen auch bei den Flechten verbreitet sind, die des gleichen Schutzes bedürfen (619). Pilzgifte dagegen scheinen auf Schnecken in keiner Weise zu wirken, wie auch mit Strychnin vergiftete Lockung von Nacktschnecken ohne Schaden verzehrt sein soll. Wenn die Schnecken oft gewisse höhere Pflanzen bevorzugen, wie den Gärtnern bekannt ist, so geschieht es nicht in dem Sinne des Spezialistentums, sondern lediglich weil die betreffenden Gewächse chemisch

und mechanisch nicht geschützt sind. So werden nicht selten die zarten Blumenblätter, sowie Pollen gefressen. Kew erzählt, daß der süsse Köder, den die Schmetterlingssammler zum Erbeuten von Nachtfaltern an die Bäume streichen, häufig Nacktschnecken anzieht. Möglich, daß der Duft anlockt, so gut wie eine Orchidee, eine Verwandte der Cattleya, in einem Gewächshause stets nach dem Aufblühen, und nur dann, die Schnecken anzog. Zucker ist nach Stahl sehr beliebt, z. B. bei *Limax agrestis*, wie deren süße Früchte und Wurzeln bevorzugt werden. Jeder Sammler weiß, daß die Schnecken häufig Papier fressen. *Fruticicola* traf ich an den Blättern der insectivoren Pinguicola, wo sie gerade die mit dem Fleisch verdauenden Ferment besetzten Stellen neben den Blatträndern abweidete.

Wenn das Zonitidengebiß mit den pfriemenförmigen Marginalzähnen auf räuberische Lebensweise deutet, so gelingt es in der Tat, Hyalinen lediglich mit Fleisch zu ernähren oder zu Kannibalen zu erziehen, ohne daß jedoch solches Gelüste sich vererbte. *Agriolimax agrestis* kann man gelegentlich an einem Regenwurm, der durch Gift von Scolopendern betäubt ist, mit diesen gemeinsam fressen sehen.

Die Agnathen, die lebend beobachtet werden, fressen nur Regenwürmer, wie *Testacella, Daudebardia,* oder Schnecken, wie *Glandina, Natalina* und *Rathouisia*; dazu kommt der angeführte Fall, daß ich *Testacella Maugei* an einem Hutpilz schmausend antraf. Für die meisten liegen nur Angaben über den Mageninhalt vor. Da aber ist Vorsicht am Platze. So dürfte Beutler, der bei *Paryphanta* Pflanzenreste nebst einer kleinen Schneckenschale fand, mit Unrecht auf Polyphagie schließen; die Pflanzenteile sind vermutlich nur zufällig und unbeabsichtigt mit aufgenommen, sie machen sich nur besonders bemerklich, weil sie weit schwerer verdaut werden als die Weichteile der Schnecke (s. u.). Nach meinen Erfahrungen füllt nur *Atopos* den weiten Lebersack gelegentlich mit Pflanzenmoder, wobei es noch immer fraglich bleibt, ob darin Pilzmycel oder Würmer das Begehrenswerte gewesen waren.

Von den Wasserpulmonaten sind keine reinen Raubtiere bekannt. Gleichwohl verschmähen Limnäen weder Fischleichen, noch lebende Molche. Die submersen Kryptogamen und phanerogamen Gewächse sind zwar mit Ausnahme der kalkreichen Algen etwas weniger geschützt als die Landpflanzen, gleichwohl gehen die Basommatophoren die abgestorbenen Blätter eher an, als die frischen, und erst nachdem sie den Algenüberzug von den Blättern und von der Aquarienwand abgeweidet haben. Das bildet wohl den natürlichen Übergang zur Sandfresserei. Unsere Binnenlandauriculide, Carychium, ist typischer Moderfresser, und dessen Vertreter in den Höhlen beschränkt sich, wie es scheint, höchst charakteristisch auf die dichten Pilzrasen. Daß die Basommatophoren den gleichen Geschmack haben, wie die Landschnecken, dürfte aus dem Experiment hervorgehen, wonach *Limnaea* durch Zucker angelockt und zum Spiel der Radula

veranlaßt werden kann. Sehr bezeichnend ist dabei, daß Saccharin die Schnecke nicht täuscht, sondern die entgegengesetzten Bewegungen auslöst.

Hallers Angabe, wonach ein hoher Prozentsatz von *Siphonaria gigas* (2 auf 4) eine unverletzte Ophiure im Magen hatte, glaube ich nicht in seinem Sinne deuten zu dürfen, als wenn die Ophiure ganz verschlungen wäre und zur Nahrung diente, sondern als Parasitismus, worauf wir später zurückkommen.

Noch mag auf die früher (s. o. Schale) bereits gewürdigte Tatsache hingewiesen werden, daß die Schnecken ihren Kalkbedarf nicht nur aus Pflanzen, sondern durch unmittelbare Aufnahme von Kalksalzen decken, durch Benagen, sei es von Mineralien, sei es von Schneckenschalen.

Schließlich ist der Wasseraufnahme zu gedenken, die sich naturgemäß auf die Landformen beschränkt. Sie erfolgt wie die der Nahrung durch die Radula und ist bei ausgetrockneten Nacktschnecken so stark, daß zunächst der ganze Körper mit Wasser versorgt und die Nahrungsaufnahme unter Umständen sehr verzögert wird (Künkel).

h. Übersicht.

Eine besondere Spezialisierung zeigen zunächst die stylommatophoren Agnathen, wobei die Beschränkung auf lebende Lumbriciden und Gastropoden für die phylogenetische Biologie um so bedeutsamer erscheint, als die Agnathen aus den verschiedensten Familien durch Konvergenz hervorgegangen sind. Daß von denselben, außer der lebenden Beute, nur Pilze gefressen werden, weist auf eine uralte, allgemeine Beziehung.

Strenge Spezialisten, allerdings nicht auf eine Pflanzengattung, wohl aber auf bestimmte Pflanzengruppen beschränkt, finden sich entsprechend nur unter den Pilz- und Moderfressern. *Limax tenellus* scheint nur von Pilzen sich zu nähren, *Limax arborum*, die meisten Clausilien (alle?), viele Pupiden nur von Flechten und einzelligen Algen, von terrestrischen Thallophyten also.

Von hier aus erweitert sich der Kreis, doch so, daß gerade die extremsten Formen auf das Microtrophon sich beschränken und bei gesteigertem Körperumfang zur Deckung des Bedarfs die Mineralien, an und zwischen denen jenes haust, mit aufnehmen. Die Sandfresser, und zwar nur sie, leben so gut in der trockensten Wüste wie in der Litoralzone des Meeres, mit Übergängen im Süßwasser und auf dem Lande, so zwar, daß die Zwischenstufen, wie die Limnaeiden, Clausilien und Heliciden, auch nur gelegentlich Mineralien mit verschlucken.

Von hier aus entwickelt sich die Speisekarte reichhaltiger, so zwar, daß bei den Formen mit gleichmäßiger Radula immer mehr die pflanzliche, bei denen mit langen Raubzähnen daneben die animalische Seite zur Geltung kommt. Spezielle Anpassungen aber scheinen ausgeschlossen, die Nahrungsstoffe werden genommen, wo sie sich finden, die meisten höheren Formen sind unter Umständen omnivor.

Inwieweit dabei das besondere Bedürfnis sich geltend macht, so daß der Körper bald mehr Kohlehydrate, bald mehr Eiweißstoffe braucht und entsprechend aufsucht, das entzieht sich bisher unserer Kenntnis, abgesehen vom Kalkhunger bei kalkarmer Nahrung. Es ist zu vermuten, daß auch hier besondere Gelüste vom jeweiligen Zustand der körperlichen Konstitution ausgelöst werden.

Wo wir die Nahrungsweise nicht kennen, ist unser Urteil lediglich auf die Radula angewiesen. So ist zu vermuten, daß die Urocoptiden harte Flächen, Baumrinden oder Felsen, abweiden.

Das Auffinden der Nahrung erfolgt in erster Linie mit Hilfe des chemischen Sinnes, d. h. auf dem Lande des Geruchs, im Wasser mehr des von ihm noch weniger geschiedenen Geschmacks. Es kommt also wohl die ganze Haut, namentlich aber das Kopfende und hier in erster Linie die Fühler und der Fußrand in Betracht.

Die Deutung des Darms. Verdauung.

Die von Biedermann und Moritz festgestellte Tatsache, daß bei unseren gemeinen Landpulmonaten sowohl die chemische Behandlung der Nahrung, also die Lösung als auch die Resorption in erster Linie innerhalb der Leber sich vollzieht, erfordert mannigfache physiologische und morphologische Umdeutung. Es geht nicht mehr an, von Gallenrinnen zu reden und über die Begrenzung und Gliederung des Magens zu streiten. Ebenso kann die Behauptung, als ob den niederen Formen ein Kaumagen zukomme als altes Erbstück, nicht mehr aufrecht erhalten werden. Versuchen wir, ein allgemeines Bild zu geben!

Die Nahrung wird durchweg aufgenommen mit Hilfe der Radula. Deren verschiedene Bewegungen s. o. Wo sie aus Microtrophon und Sand besteht, tritt der Kiefer zurück. Wo zusammenhängende Pflanzenstücke aufgenommen werden, schneidet er sie ab, und dieses Abbeißen vollzieht sich bei den größeren Formen mit deutlich hörbarem Schnurpsen. Die Agnathen suchen die Beute ganz hinter zu würgen, indem sich die langen Radulazähne in sie einbohren und als Widerhaken wirken. Nur wo der Widerstand zu groß ist, werden Stücke abgerissen; so werden die Weichteile größerer Gehäuseschnecken stückweise aus der Schale geholt (522. 1055), während kleinere ebenso wie Regenwürmer meist ganz verschluckt werden. Die Überleitung in den Schlund wird bei Oncidiiden durch den hinter dem Ösophaguseingang liegenden Pseudokiefer besonders geregelt. Hier und da scheinen Saugbewegungen helfend einzugreifen, bei *Atopos* sowie bei manchen *Vaginula* und Raublungenschnecken, deren Vorderdarmerweiterung durch Muskeln rings ans Integument geheftet ist. Ihre Kontraktion würde das Lumen vergrößern und saugend wirken müssen.

Der Darm ist anfangs ein Rohr mit zwei symmetrisch gelagerten Lebern, einer rechten und einer linken. Durch Torsion oder Detorsion werden sie verlagert, die linke kann zur Unter- oder Hinterleber werden

oder bei manchen Basommatophoren schwinden. Die rechte kann sich in zwei teilen oder — bei *Atopos* — ebenfalls schwinden. Der Vorderdarm bis in die Lebergegend hat eine Epithelauskleidung, die einem weiten Lumen entspricht, sei es, daß Bissen durchtreten, sei es, daß sie sich zunächst anhäufen sollen. Sowohl der Anfangsteil für den Durchgang der Bissen, d. h. der Ösophagus, wie die Erweiterung (die bald Kropf, bald Vormagen, bald Magen heißt), ist unter dem durchschnittlichen Tonus der äußeren Darmmuscularis im leeren Zustande enger, als bei der Füllung. Daher legt sich die Epithelauskleidung in Längsfalten, die beim Durchtritt des Bissens und Füllung sich vollkommen ausgleichen und verschwinden. Solch ein auffallendes Spiel wird ermöglicht durch das reiche Gefäß- und Lacunengeflecht, das die Falten zwischen Darmepithel und Muscularis erfüllt. Ein ähnliches System von Längsleisten tritt im Enddarm auf, wo die geformten Faeces wieder, dem Bissen entsprechend, Erweiterungsfähigkeit verlangen. Der Darmabschnitt zwischen Leber und Rectum pflegt ohne Falten zu sein, so gut wie ihm Zotten fehlen.

Von den Falten des Vorderdarmsystems werden meist bestimmte Abschnitte konstanter und solider, so daß sie sich anscheinend nicht mehr ausglätten lassen. Am häufigsten, und nur bei den Agnathen zurücktretend, fallen zwei Längsfalten auf, die sich neben den Leberöffnungen am meisten erheben, so daß diese in vertiefte Rinnen zu liegen kommen. Ja die Falten können so hoch werden, daß sie die Rinnen und das Darmlumen hinter der Leber zum Verschluß bringen. Die Rinnen führen in die Leber, nicht bloß wie bisher angenommen, heraus, und dienen dazu, den Chymus hineinzuleiten und dann das Unverdaute in den Darm überzuführen, so zwar, daß die hintere Rinne durch Umschlag ihres freien Randes ein enges Rohr bildet. Dazu kommen noch andere, sehr hohe, aber weniger dicke und muskulöse Längsfalten, die namentlich bei den Oncidiiden den Darmabschnitt vor und an den Leberöffnungen, den sogen. Chylusmagen, durchziehen und ihn zum Blättermagen umformen. Diese Leisten haben wohl, ähnlich wie beim Blättermagen der Wiederkäuer, die Aufgabe, die Nahrung zu zerteilen und das Brauchbare von den Sandkörnern abzustreifen und zu trennen, worin sie vielleicht schon von den Schlundfalten unterstützt werden.

Ein zweiter Weg, der seine Vollendung bei den Cephalopoden erreicht, scheint anfangs eingeschlagen, aber nirgends durchgeführt zu sein, nämlich die Aufspeicherung des Lebersecrets in einem besonderen Darmdivertikel oder Spiralcoecum. Es findet sich bei manchen Basommatophoren, auf dem Lande bei manchen Janelliden und *Hyalimax*. Dieser Weg scheint wieder aufgegeben zu sein zugunsten des ersten, der die Nahrung in die Leber leitet.

Bei einem dritten Typus endlich, bei den Agnathen, wird das Lebersecret, ohne Aufspeicherung im Coecum, in den Vorderdarm ergossen, wo es unmittelbar die Lösung der Fleischnahrung übernimmt. Inwieweit bei



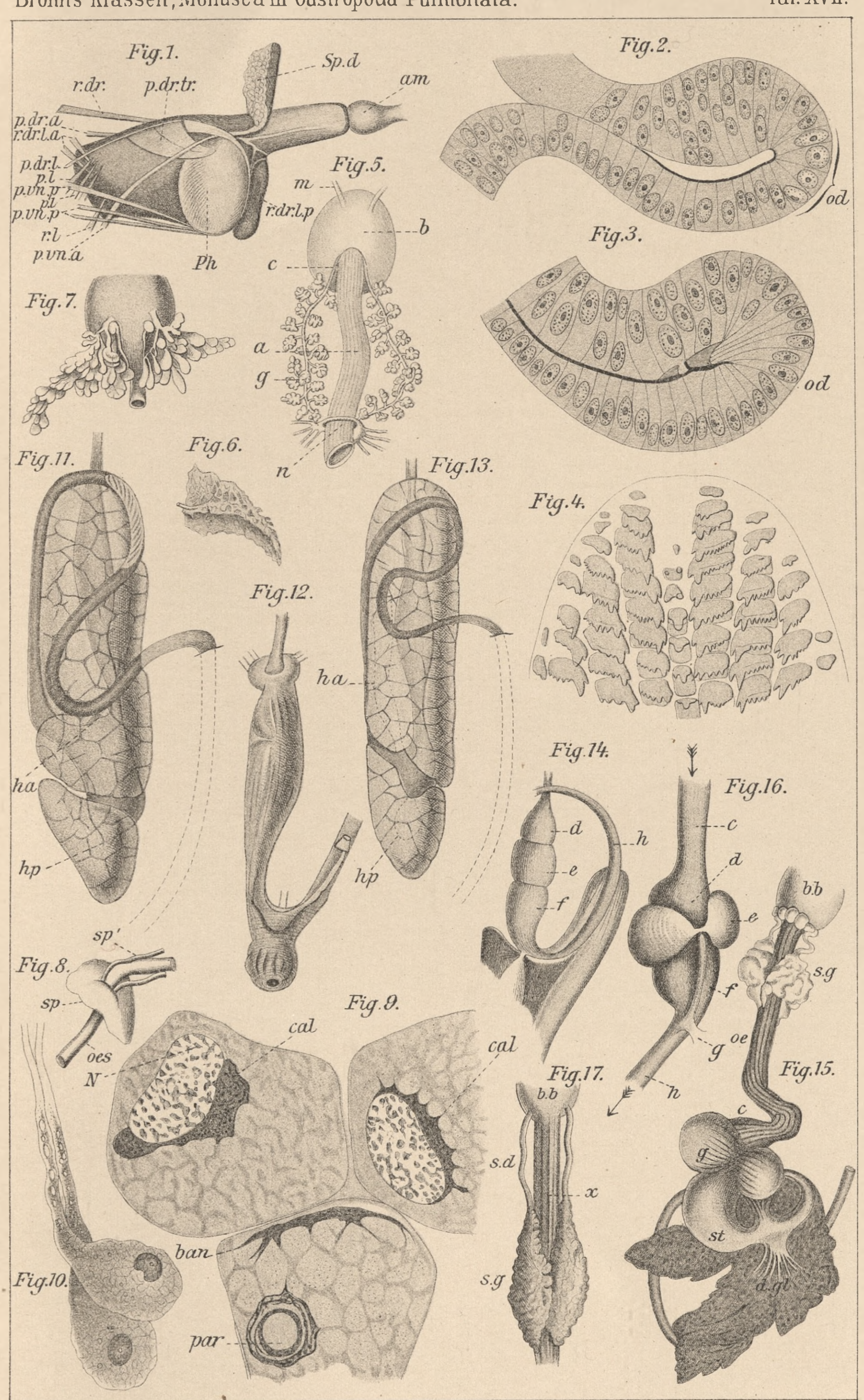
Erklärung von Tafel XVII.

Pulmonata: Verdauungswerkzeuge.

Fig.

1. *Oncidium fungiforme* Stantsch. Pharynx von links. *am* Ampullenförmige Erweiterung des Oesophagus. *Ph.* Pharynx. *p. dr.* Protractor dorsalis. *p. dr. l.* Protractor dorsalis lateralis. *p. dr. tr.* Protractor dorsalis transversus. *p. l.* Protractor lateralis. *p. vn. a.* Protractor ventralis anterior. *p. vn. p.* Protractor ventralis posterior. *r. dr.* Retractor dorsalis. *r. dr. l. a.* Retractor dorsalis lateralis anterior. *r. dr. l. p.* Retractor dorsalis lateralis posterior. *r. l.* Retractor lateralis. *Sp. d* Speicheldrüse.
2. Junge Radulascheide von *Succinea putris* mit Basalmembran und 5 etwas ventral verlagerten Odontoblasten.
3. Junge Radulascheide von *Planorbis corneus.* Der erste Zahn bildet einen kleinen Höcker, der zweite ist ausgebildet.
4. Junge Radula von *Helix nemoralis.*
5. Speicheldrüsen von *Oncidiella celtica.* *a* Oesophagus. *b* Pharynx. *c* Speichelgänge, *g* Speicheldrüsen. *m* Muskeln. *n* Schlundring.
6. Linke Speicheldrüse von *Vaginula Leydigi* von unten.
7. Schlundkopf mit Speicheldrüsen von *Vaginula Hedleyi.*
8. Speicheldrüsen der Glandinide *Salasiella.* *oes* Oesophagus. *sp* Speicheldrüse. *sp'* Speichelgänge.
9. Zellen aus der Speicheldrüse von *Helix pomatia.* *ba* Bandelette. *cal* Calotte. *N* Kern. *par* Parasom.
10. Zellen aus der Nebelspeicheldrüse (Nalepasche Drüse) von *Helix austriaca.*
11. Darmkanal und Leber von *Vaginula Leydigi.* *ha* und *hp* Lebergänge.
12. Erster Darmschenkel und Anfang des zweiten von *Vaginula Hedleyi.*
13. Darmkanal und Leber von *Vaginula Hennigi.* *ha* und *hp* Lebergänge, durch aufgenommene Nahrung erweitert.
14. Magen und ein Teil der Leber von *Planorbis corneus.* *d*, *e*, *f* die Magenabschnitte. *c* Kaumagen.
15. Verdauungskanal von *Limnaea stagnalis.* *a* After. *bb* Pharynx. *c* Kropf oder Vormagen. *d. gl* Leber. *g* Kaumagen. *s. g* Speicheldrüsen. *st* Magen.
16. Magen derselben Art, isoliert. *c* Oesophagus. *d* Vormagen. *e* Kaumagen. *f* Magen. *g* Lebergang. *h* Mitteldarm.
17. Speicheldrüse von *Helix hortensis.* *oe* Oesophagus. *s. g* Speichelgänge. *s. d* Speicheldrüsen.

Fig. 1 nach Stantschinsky. 2—4 nach Schnabel. 5 nach Joyeux-Laffuie. 6, 7, 11, 12, 13 nach Simroth. 8 nach Strebel. 9 nach Pacaut. 10 nach Nalepa. 14, 16 nach Gartenauer. 15, 17 nach Taylor.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

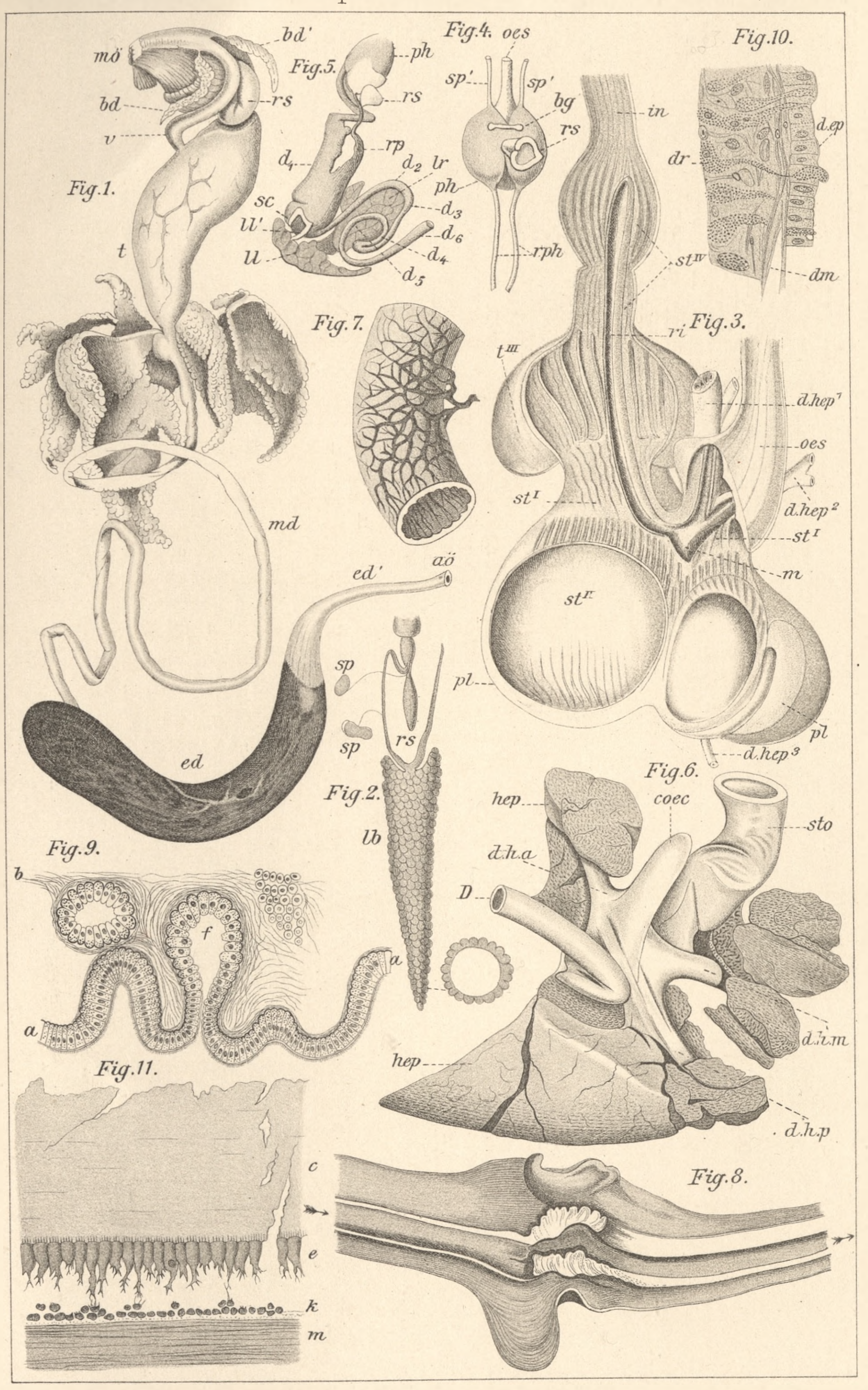
Erklärung von Tafel XVIII.

Pulmonata: Verdauungswerkzeuge.

Fig.

1. Verdauungskanal von *Siphonaria gigas*. *aö* After. *bd* und *bd'* Speicheldrüsen. *ed* und *ed'* Enddarm und Mitteldarm. *mö* Mund. *rs* Radulascheide. *t* Schlunderweiterung. *v* Schlund.
2. Verdauungskanal von *Atopos Strubelli*. *lb* Leber. *rs* Radulascheide. *sp*. Speicheldrüsen. Daneben Querschnitt der Leber.
3. Magen von *Oncidium verruculatum*. *d. hep*^{1}, *d. hep*^{2}, *d. hep*^{3} Lebergänge. *int* Mitteldarm. *m* Rinne. *pl* Sehnen- (Muskel-) Platte. *oes* Oesophagus. st_1—st_4 Magen.
4. Pharynx von *Hyalimax* von hinten. *b. g* Buccalganglien. *oes* Oesophagus. *ph* Pharynx. *r. ph* Pharynxretractor. *rs* Radulascheide. *sp'* Speichelgänge.
5. Darmkanal von *Hyalimax*. d_1—d_6 Darmschenkel. *ll* linke Leber. *ll'* linker Lebergang. *lr* rechte Leber. *ph* Pharynx. *rs* Radulascheide. *sc* Spiralcoecum. *sp* Speicheldrüsen.
6. Lebermündungen von *Triboniophorus brisbanensis*. *coec* Spiralcoecum. *b* Mitteldarm. *d. h. a.* vorderer, *d. h. m.* mittlerer, *d. h. p.* hinterer Lebergang. *h* Leber. *sto* Magen.
7. Darmstück von *Testacella haliotidea* mit dem Plexus von Blutgefäßen.
8. Magenblindsack von *Helix pomatia* mit den beiden Falten, welche vom Oesophagus in die Leber und von dieser in den Mitteldarm führen.
9. Aus einem Querschnitt durch den Enddarm von *Helix pomatia* mit den grubigen Rectaldrüsen. *a* Epithel. *b* Bindegewebe. *f* Drüse.
10. Schnitt durch die Wand des Enddarms von *Paralimax*. *d. ep* Darmepithel. *dm* Darmmuskeln. *dr* Drüsen.
11. Querschnitt durch das Schlunddach von *Helix pomatia* während der Regeneration des Epithels. *c* Cuticula. *e* abgestoßene Epithelzellen. *k* Kerne. *m* Muskulatur.

Fig. 1 nach Haller. 2, 4, 5 nach Simroth. 3 nach Plate. 6 nach Pfeiffer. 7 nach Lacaze-Duthiers. 8, 9 nach Gartenauer. 10 nach Täuber. 11 nach Nalepa.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XIX.

Pulmonata: Verdauungswerkzeuge.

Fig.

1. Darmkanal eines jungen *Limax maximus*.
2. Lebern von *Limax tenellus*. *llb* linke, *rlb* rechte Leber.
3. Darmkanal von *Limax flavus*. *bd* Blinddarm. d_1—d_6 Darmschenkel.
4. Darmkanal von *Agriolimax agrestis*. *bd* Blinddarm. d_1—d_4 Darmschenkel.
5. Leber derselben Schnecke. *llb* linke, *rlb* rechte Leber.
6. Darmkanal von *Amalia*. d_1—d_4 Darmschenkel. Zwischen d_1 und d_2 vordere Aorta.
7. Oesophagus von *Paralimax Brandti*, geöffnet.
8. Querschnitt durch den Oesophagus von *Daudebardia* mit den Längsleisten.
9. *Trigonochlamys minor*. Verdauungskanal. *c. cer.* Cerebralcommissur. d_1—d_4 Darmschenkel. *lb* Lebern. *ptr* Pharynxprotractoren. *rs* Radulascheide. *sa* Speicheldrüsen.
10. Magen derselben, geöffnet.
11. *Phrixolestes adsharicus*. Darmkanal. d_1—d_4 Darmschenkel. *g. cer.* Cerebralganglion. *lb* Lebern. *m* und *m'* vordere und hintere Magenmuskeln. *ph* Pharynx. *ret. ph.* Pharynxretractor. *s ι* Speicheldrüsen.
12. *Helix hortensis*. Bindegewebszellen von einem Lebergange mit Fetttröpfchen. (Osmiumsäure).
13. *Helix hortensis*. Schnitt durch ein Leberläppchen im Hungerzustande. *k* Kalkzellen ohne Kalkkörner. *l* Leberzellen. *s* Junge Secretzellen mit gelbbraunen Tröpfchen. (Osmiumsäure.)
14. *Helix hortensis*. Schnitt durch ein Leberläppchen. *l* Leberzelle. *s* Secretzellen mit Vacuolen, die in farbloser Flüssigkeit dunkelbraune Klumpen enthalten.
15. *Helix hortensis*. Kalkzelle. Die hellen Lücken entsprechen den gelösten und verschwundenen Kalkkörnern; darum Fetttröpfchen. (Osmiumsäure).
16. *Helix pomatia*. Leberzellen nach Fütterung von Mehl und Eiweiß, das durch Carmin gefärbt war. Die Zellen haben Eiweiß aufgenommen.
17. *Helix pomatia*. Excremente eines frisch gefangenen Exemplares, das Pflanzen gefressen hatte.

Fig. 1—7, 9—11 nach Simroth. 8 nach Plate. 12—17 nach Biedermann.

C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Metzger & Wittig, Leipzig.